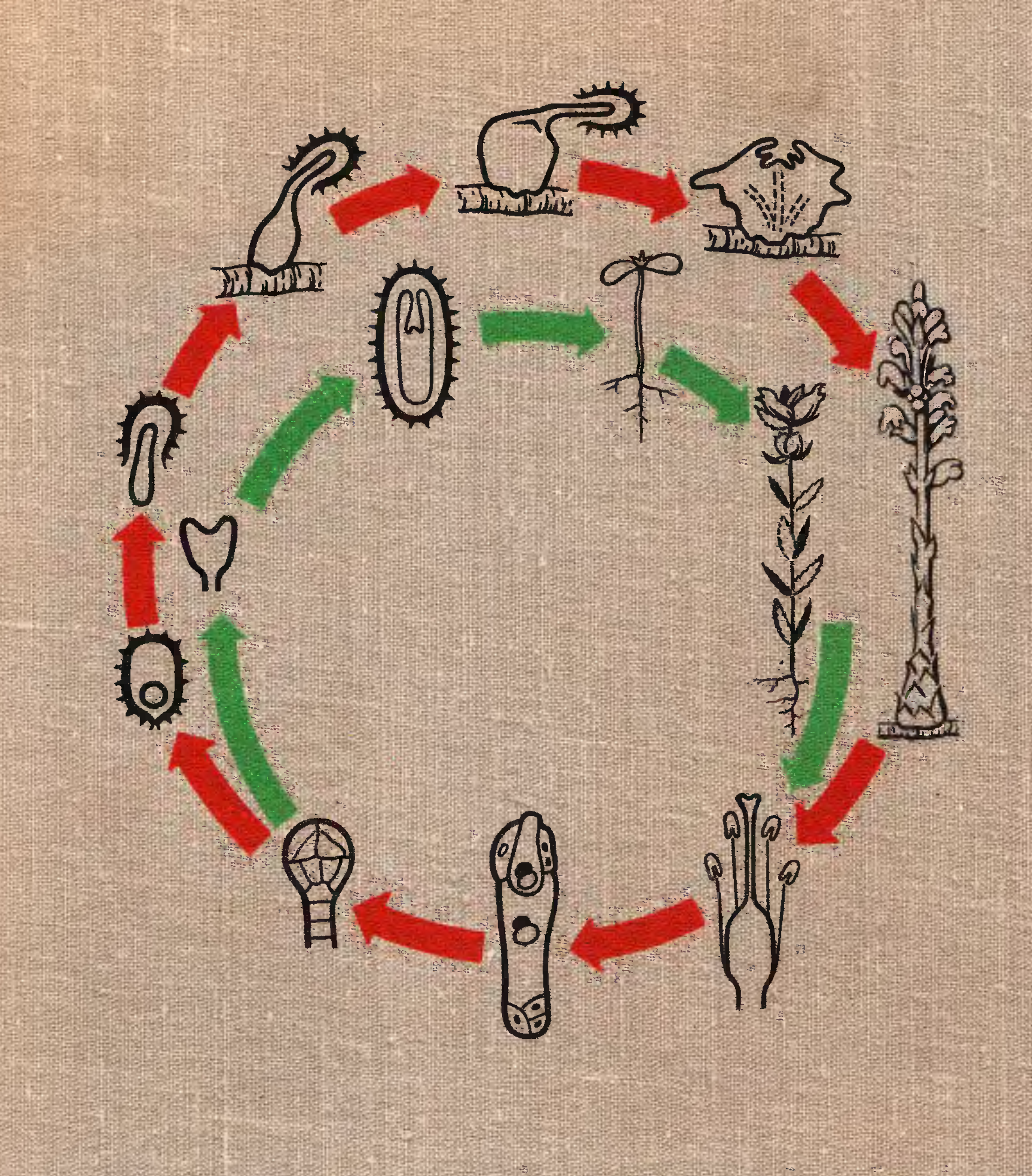
ПАРАЗИТНЫЕ ЦВЕТКОВЫЕ РАСТЕНИЯ

Э.С.Терёхин



Э.С.Терёхин

ПАРАЗИТНЫЕ ЦВЕТКОВЫЕ РАСТЕНИЯ

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
БОТАНИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ им. В. Л. КОМАРОВА

Э. С. ТЕРЁХИН

ПАРАЗИТНЫЕ ЦВЕТКОВЫЕ РАСТЕНИЯ

ЭВОЛЮЦИЯ ОНТОГЕНЕЗА И ОБРАЗ ЖИЗНИ



ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»
ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
ЛЕНИНГРАД · 1977

УДК 581.557.23:582.5

Паразитные цветковые растения: эволюция онтогенеза и образ жизни. Э. С. Терёхин. Л., «Наука». 1977. 220 с.

В книге приводятся результаты изучения закономерностей эволюции онтогенеза паразитных цветковых растений. Направления, формы и способы эволюционных преобразований зародыша, семени и органов полового воспроизведения рассматриваются в тесной связи с особенностями паразитного образа жизни. Обсуждаются биологическая сущность паразитизма цветковых растений, их видовой состав, происхождение и эволюция типов и форм паразитизма, закономерности редукции, явления метаморфоза в онтогенезе высокоспециализированных растений-паразитов, системы и взаимосвязи основных модусов эволюционных преобразований, факторы эволюции онтогенеза и проблема морфофункционального регресса.

Книга рассчитана на ботаников, биологов других специальностей, аспирантов и студентов, интересующихся проблемами эволюционной теории. Лит. — 659 назв., ил. — 58, табл. — 8.

Т $\frac{21006\text{-}519}{055(02)\text{-}77}$ БЗ-19-14-76

Введение

В предлагаемой книге рассматриваются главным образом морфологические закономерности эволюции паразитных покрытосеменных растений. Функциональные аспекты эволюции паразитизма цветковых обсуждаются в той мере, в которой они помогают понять процессы морфологических эволюционных преобразований.

Изучение морфологических закономерностей эволюции является одним из наиболее важных направлений в исследовании истории развития организмов, поскольку каждая из известных сегодня филогенетических систем органического мира представляет собой синтезированный результат изысканий в области эволюционной морфологии. Современное состояние эволюционной морфологии требует от исследователей проникновения в сферу основных морфогенетических процессов, обусловливающих индивидуальное развитие организмов, выяснения закономерностей их изменения в процессе эволюции. Истоки этого направления эволюционно-морфологических исследований можно видеть в работах Ч. Дарвина, К. Бэра, Ф. Мюллера, Э. Геккеля, А. О. Ковалевского, В. Франца. Наиболее полное систематизированное изложение и обсуждение проблема соотношения онто- и филогенеза нашла в известных трудах современных отечественных (А. Н. Северцов, И. И. Шмальгаузен, Б. С. Матвеев, Д. М. Федотов и др.) и зарубежных (Ремане, Ренш и др.) зоологов-эволюционистов. В последние десятилетия разрыв между достижениями эволюционной морфологии животных и эволюционной морфологии растений был в значительной степени преодолен работами А. Л. Тахтаджяна, Г. Стеббинса и других исследователей. Этот процесс нашел свое отражение и в углубленном изучении закономерностей эволюционных преобразований эмбриональных и репродуктивных структур (Романов, 1944; Wardlaw, 1955; Яковлев, 1958; Поддубная-Арнольди, 1964, и др.).

А. Н. Северцов (1949) справедливо отмечал, что нельзя переходить к филогенетическим построениям, не изучив глубоко эволюцию отдельных структур и органов, ее направления, способы и причины. Наиболее эффективным способом решения общих проблем эволюционной морфологии, указывал А. Н. Северцов, является изучение этих проблем на примере конкретной группы организмов, в которой находят свое выражение все более или менее общие проблемы органического мира.

Удобным объектом в этом смысле является группа паразитных организмов, в нашем случае — группа паразитных покрытосеменных растений. Объединенные общим образом жизни, паразитные растения представляют в то же время различные таксоны цветковых растений. Отсюда понятно, что при их изучении могут быть обнаружены закономерности эволюционных преобразований, общие для растений с паразитным образом жизни и независимые от их таксономической принадлежности. Паразитизм покрытосеменных — одно из немногих явлений, в отношении которых мы можем быть уверены в его вторичном эволюционном происхождении

от фотоавтотрофного способа существования. Это дает возможность проследить взаимосвязи между эволюционными морфогенетическими преобразованиями и новым образом жизни.

Изучению эмбриональной и репродуктивной сферы паразитных покрытосеменных растений посвящена большая литература, которая содержит главным образом обстоятельное описание эмбриологии разных представителей этой группы растений. Исследователей интересовал, конечно, вопрос о влиянии паразитного образа жизни на эмбриологические структуры. Однако убедительных результатов получено не было. Высказанные соображения не были подтверждены выявлением взаимосвязей между паразитным образом жизни и морфологическими аспектами эволюции паразитных цветковых. Такие доказательства могли быть получены только в результате широкого сопряженного анализа структурных, функциональных и экологических особенностей паразитных растений с разной степенью адаптации к паразитному существованию и с разными способами чужеядности. В своей работе мы опирались на ряд исследований, в которых были рассмотрены те или иные возможные взаимосвязи между эмбриологией и паразитизмом цветковых растений (Salisbury, 1942; Schmucker, 1959; Kuijt, 1969, и др.).

Изучение эволюции зародышевых и репродуктивных структур паразитных покрытосеменных растений, которым главным образом посвящено настоящее исследование, является весьма интересным и в том отношении, что здесь мы встречаемся с широким кругом явлений структурной редукции. А известно, что как раз рудиментарные структуры и редукционные процессы издавна служили удобным плацдармом для многих попыток ревизии адаптивного эктогенетического характера эволюционного процесса. Несмотря на очевидную для многих убедительность уже известных фактов, доказывающих справедливость материалистического истолкования эволюционного процесса, биология и в настоящее время знает имена исследователей, вновь и вновь обращающихся к тому или иному способу автогенетического и в сущности телеологического объяснения эволюции (Шиндевольф, 1950, и др.). В связи с этим изучение явлений редукции приобретает особую значимость.

В предпринятом нами исследовании закономерностей эволюционных преобразований зародышей и репродуктивных структур паразитных покрытосеменных мы ставили перед собой несколько взаимосвязанных задач. В целях конкретизации сущности паразитного существования и связанных с ним структурных эволюционных изменений проведено изучение экологии паразитизма покрытосеменных, сделан анализ взаимоотношений партнеров паразитного симбиоза, выявлен видовой состав группы паразитных цветковых, установлены основные типы и способы паразитизма. На основании этого обсуждается вопрос о происхождении основных типов и форм паразитизма цветковых. На следующем этапе исследования были изучены эмбриогенез и эндоспермогенез у представителей основных групп паразитных цветковых с разной степенью специализации в направлении паразитизма. Эти исследования послужили основой для обсуждения вопроса о способах эволюционных морфогенетических преобразований растений-паразитов.

В связи с резким сокращением внутрисеменного периода эмбриогенеза и смещением основных процессов органогенеза на послесеменной период было изучено послесеменное развитие у высокоспециализированных паразитных цветковых, представленных группами с разными способами чужеядности.

В целях выяснения основных направлений эволюционных преобразований зародыша и эндосперма паразитных покрытосеменных и их зависимости от особенностей паразитного образа жизни проведено сравнительное изучение строения зародышей в зрелых семенах растений с разной степенью специализации и с разными способами паразитизма параллельно

с изучением способов паразитизма и уровня специализации паразитного образа жизни.

Проведенные исследования позволили обсудить некоторые общие вопросы эволюционной теории в связи с результатами изучения эволюционных преобразований паразитных покрытосеменных растений. Были рассмотрены, таким образом, вопрос об особенностях эволюционных структурных преобразований онтогенезов в целом и отдельных органов, вопрос о направлениях, формах и способах осуществления явлений редукции, вопрос о возможности принципиальной идентификации явлений метаморфоза в онтогенезе животных форм и в онтогенезе высокоспециализированных паразитных цветковых растений, вопрос об общем направлении морфофункциональной эволюции паразитных цветковых.

Основными материалами для работы послужили коллекции Музея и Гербария БИН АН СССР, коллекции плодов и семян Кафедры высших растений МГУ, сборы эмбриологических материалов и экологические наблюдения в природных условиях в Ленинградской области, на Северном Кавказе и в Крыму, на Карпатах, в Приморском крае, на о. Сахалин, на о. Кунашир (Курильские острова), на Камчатке. В результате экспедиционных поездок были получены ценные материалы по эмбриологии и экологии представителей семейств *Scrophulariaceae*, *Orobanchaceae*, *Cuscutaceae*, *Loranthaceae*, *Cynomoriaceae*, *Pyrolaceae*, *Orchidaceae*. Фиксированные материалы по некоторым видам из семейств *Balanophoraceae*, *Lennoaceae*, *Cuscutaceae* и *Pyrolaceae* были получены из Индонезии, Бразилии, США, Шри Ланка, Венесуэлы, Индии.

За полученные мною ценные советы и помощь приношу сердечную благодарность проф. М. С. Яковлеву, проф. К. М. Завадскому, М. С. и С. Н. Терёхиным, Т. Б. Батыгиной, З. И. Никитичевой и О. П. Камелиной. Без их дружеского участия настоящее исследование едва ли могло быть завершено.

Глава I

ПАРАЗИТИЗМ ПОКРЫТОСЕМЕННЫХ РАСТЕНИЙ И ЕГО ПРОИСХОЖДЕНИЕ

БИОЛОГИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ ЯВЛЕНИЙ ПАРАЗИТИЗМА

Мир живых существ подразделяется, как известно, на две большие группы, различающиеся по источникам энергии, необходимой для поддержания жизнедеятельности. Организмы, способные непосредственно использовать абиотические источники энергии, мы называем автотрофными. В этой группе различают фотоавтотрофные (фотосинтезирующие) и хемоавтотрофные организмы. Вторую большую группу живых существ составляют организмы, называемые гетеротрофами; сюда относятся паразиты, хищники, сапрофиты, комменсалы (Скрябин, 1923; Моулдер, 1965; Гробстайн, 1968). Паразитные организмы и плотоядные хищники — наиболее яркие примеры прямых биологических взаимодействий между живыми существами, основанных на метаболических потребностях организмов-агрессоров.

Со времени введения Антоном Де Бари (De Bary, 1879) понятия симбиоз, определенного им как «явление совместной жизни неодноименных организмов», изучение биологических взаимодействий между организмами было очень осложнено. Широкую поддержку у биологов нашла идея Де Бари о возможности существования дружественных симбиозов, основанных на обоюдных альтруистических стремлениях партнеров. В качестве классических примеров такого рода симбиозов служили лишайниковые консорции и симбиозы клубеньковых бактерий с высшими растениями. Разграничив симбиозы, основанные на антагонизме партнеров (паразитные симбиозы), и мутуалистические сожительства «с обоюдным стремлением партнеров к симбиозу», Де Бари направил внимание исследователей на путь антропоморфного, а не биологического анализа явлений облигатных трофических взаимодействий организмов. Антропоморфные понятия стали служить важнейшими критериями для различения основных форм биологического взаимодействия. При этом, если термины **вред** и **польза** применялись главным образом к результатам проявления биологических отношений, то понятия **антагонизм** и **дружественность** предлагались в качестве действительных и действующих принципов биологического взаимодействия (Скрябин, 1923; Рубин, 1947, и др.). Понятие и термин **симбиоз** употреблялись со времени опубликования работы Де Бари в двух смыслах: в более общем — как обозначение явлений облигатного сожительства любого рода, и в более узком — как обозначение явлений дружественного, мутуалистического сожительства (Шимкевич, 1900; Скрябин, 1923; Рубин, 1947; Рубцов, 1965; Рыжков, 1966, и др.).

К. И. Скрябин (1923) различал следующие основные типы биотических отношений организмов: мутуализм (или симбиоз в тесном смысле слова), синойкию (комменсализм), хищничество и паразитизм. Он считал наиболее удобным рассматривать сожительства и сообщества организмов с точки зрения приносимой ими друг другу пользы или же причинения вреда. В таком случае сожительства будут иметь либо индифферентный, либо дружественный, либо ненавистно-враждебный характер. В соответствии с этим автор рассматривал мутуализм как дружественный тип сожительства, в котором оба организма извлекают благодаря сожительству обоюдную пользу; синойкию — как такой тип дружественного сожительства, в котором один симбионт извлекает пользу, а его партнер не получает взаимно ни выгоды, ни вреда; хищничество — как такой тип взаимоотношений организмов, при котором один организм — «хищник» — просто поедает свою жертву — «добычу», и, наконец, паразитизм — как такой тип сожительства, при котором «паразит» поселяется на теле или в теле «хозяина» для целей питания.

Как видно из сказанного выше, понятие сожительства (симбиоз в широком смысле слова) является общим элементом для таких различных форм биотических отношений, как мутуализм, синойкия и паразитизм. Поэтому мы и начнем наш анализ с понятия «симбиоз». Хотя само по себе выделение понятия «симбиоз» было весьма прогрессивной акцией, однако дальнейшее развитие биологии привело (и не могло не привести) к тому, что объем и содержание этого понятия стало трактоваться различно. Де Бари (De Bary, 1879) включал в понятие «симбиоз» как антагонистические сожительства типа паразитизма, так и сожительства, основанные на принципах мутуализма (взаимности), при обоюдной выгодности отношений. В. М. Шимкевич (1900, стр. 908) трактовал понятие «симбиоз» только в широком смысле, как «всякое сожительство двух или большего количества организмов, причем принципы, на которых построено сожительство, могут быть различны».

К. И. Скрябин (1923) принимал оба определения симбиозов Де Бари (широкое и узкое), понимая под симбиозом в узком смысле слова дружественное сожительство организмов на основе взаимного обмена услугами. При этом «дружественный тип сожительства, — указывал К. И. Скрябин (1923, стр. 9), — может быть в свою очередь двоякого рода: либо оба организма извлекают благодаря сожительству обоюдную пользу — в таком случае перед нами явление мутуализма (взаимности) по номенклатуре Ван Бенедена или симбиоза в тесном смысле слова по терминологии Де Бари; либо один „симбионт“ извлекает благодаря своему сожительству пользу, а его партнер не получает взаимно ни выгоды, ни вреда: в таком случае мы говорим о комменсализме (нахлебничестве), т. е. одностороннем симбиозе, или, по терминологии Крепелина, синойкии».

Взгляд на симбиоз (в узком смысле этого понятия) как на явление, противоположное по своей сущности паразитизму, явление, основанное на дружественных отношениях партнеров, получил широкое распространение и поддерживается в настоящее время большинством ботаников и зоологов. Так, В. А. Рубин (1947, стр. 128) отмечает, что «взаимоотношения между растениями различных форм могут принимать характер — от истинного сожительства до разрушающего или патогенного паразитизма». Он отмечает при этом, что «несмотря на то, что по характеру взаимоотношений между партнерами симбиоз и паразитизм как бы диаметрально противоположны, в действительности они связаны рядом переходных форм». И. А. Рубцов (1965), В. Л. Рыжков (1966) и некоторые другие исследователи также понимают под симбиозами взаимополезные сожительства, противоположные по своей биологической сущности паразитизму, хотя и отмечают возможность переходных явлений между этими двумя состояниями.

В последнее время в биологии получило развитие новое направление в изучении проблемы биологических взаимодействий, представители ко-

торого хотя и придают определенное значение категориям пользы и вреда при анализе симбиозов, но не считают тем не менее, что антагонизм отношений должен быть противопоставлен мутуализму в симбиозах. Эта точка зрения получила основательную фактическую поддержку после того, как Шеде (Schaede, 1962), собрав воедино данные классических примеров дружественных мутуалистических симбиозов (таких, как лишайники, многие виды микориз, клубеньковый бактериоз и т. д.), показал, что в основе всех этих мутуалистических симбиозов лежат сложные явления взаимного паразитизма (аллелопаразитизма). Анализируя эти симбиозы, приводящие к обоюдной конечной пользе партнеров, Шеде подчеркивал, что во взаимоотношениях партнеров по симбиозу всегда есть «взять» и нет «дать». Картина дружественности возникает из противоположного действия сил. Шеде обращает внимание на то, что во всех изученных случаях паразитизма не обнаружено приспособлений для внедрения паразита.

Концепция мутуалистических симбиозов как категория «дружественного» типа взаимоотношений организмов была подвергнута резкой критике С. П. Костычевым (1937), Шеде (Schaede, 1948, 1962), Керном (Kern, 1959), В. А. Догелем (1962).

«От паразитизма обычно резко отграничивают симбиоз, — писал С. П. Костычев (1937, стр. 243), — под этим термином разумеют такое сожительство не одинаковых по природе организмов, в результате которого получается „выгода“ для каждого из симбионтов. Принимается также, что симбиоз по своей внутренней сущности принципиально отличается от паразитизма, так как при симбиозе якобы не происходит борьбы между сожителями, а имеется только взаимное облегчение существования. Симбиоз по этой формулировке создался с целью взаимного оказания услуг. Если мы относимся отрицательно к антропоморфному толкованию паразитизма, то и понятие о «мутуалистическом» симбиозе как факторе эволюции должны считать пережитком того времени, когда настоящей физиологии еще не существовало, а сведения о жизни растений составляли содержание так называемой биологии растений. . . Эта дисциплина уже отжила свой век и ее достояние должно быть распределено между физиологией и экологией растений».

В. А. Догель (1962) также указывал, что нельзя опираться при изучении биотических отношений организмов на критерии **пользы** или **вреда,** поскольку эти явления далеко не всегда могут быть доказаны и доказуемы при изучении биотических отношений.

Новые факты и новые идеи привели к иным взглядам на сущность симбиозов. Вот что пишет по этому вопросу в «Физиологической энциклопедии» Керн (Kern, 1959, стр. 429): «мы употребляем сегодня термин „симбиоз“ главным образом для мутуалистических симбиозов в смысле Бари, но рассматриваем их как специальные случаи паразитизма: хозяин и паразит имеют более или менее стабильно уравновешенные силы, в которых они вынуждены терпеть друг друга и из которых они при соответствующих обстоятельствах извлекают пользу (мутуалистический паразитизм — по Гойману; эусимбиоз, толерантный паразитизм, аллелопаразитизм — по Шеде, Яааг, Этлингеру)».

Но правы ли те, кто признает «антагонизм» отношений действительным принципом взаимодействия организмов в паразитных симбиозах?

Для признания антагонизма действительным элементарным принципом биологического взаимодействия в паразитных симбиозах нет, по-видимому, оснований, поскольку не известно пока ни одного примера действий партнеров в сколько-нибудь отчетливом антагоническом смысле в такого рода симбиозах. Представление об **антагонизме** паразита и хозяина как основе их существования — такой же результат перенесения представлений из мира человека в мир животных и растений, как и представления о **дружественных** взаимоотношениях партнеров в мутуалистических симбиозах.

Действительным элементарным принципом биологического взаимодействия организмов, лежащим в основе как явлений паразитизма, так и явлений хищничества, является, по-видимому, сам принцип питания одного живого существа другим живым существом (принцип фагобиоза). Мы предлагаем этот новый термин «фагобиоз» (близкий по смыслу русскому термину «чужеядность»), чтобы подчеркнуть, что именно сам факт питания одного живого существа другим является действительным принципом отношений партнеров и в случае паразитизма и в случае хищничества. Мы хотели бы подчеркнуть, что термин «фагобиоз» может быть употреблен независимо от состава питательных веществ, поглощаемых организмом-агрессором. Речь идет здесь о принципе питания одного организма другим, понимаемом в экологическом смысле, как пример того или иного способа пищевого поведения.

В разное время в биологии были введены сходные термины, которые были отнесены, однако, не к субъекту, а к объекту питания. Таковы, в частности, **зоофагия** и **фитофагия, биофагия** в целом, **сапрофагия, бактериофагия** и т. д. (Беклемишев, 1951; Рафес, 1968, и др.). Но такого рода термины отражают собственно лишь характер питающего субстрата.

Таким образом, наряду с такими действительными принципами биотических взаимодействий организмов, как принцип **комменсализма** (нахлебничества) и принцип **квартирантства,** мы можем, по-видимому, выделить и третий, наиболее широко распространенный принцип — принцип **фагобиоза.** Термин «фагобиоз» означает питание одного живого существа другим или другими живыми существами независимо от того, каков, собственно, «ассортимент» потребляемых пищевых веществ. Фагобиоз — это способ осуществления жизни, основанный на питании другими организмами. Принцип «питания живого живым» (принцип фагобиоза) лежит как в основе явлений паразитизма, так и в основе явлений хищничества. Именно поэтому нельзя согласиться с П. М. Рафесом (1968), называющим **паразитизм и хищничество** разными типами питания. Скорее — это разные типы пищевого поведения, основанные на общем его принципе — фагобиозе.

Введя понятие «фагобиоз», мы окажемся в состоянии более четко различать явления паразитизма, комменсализма, квартирантства и сапрофитизма, что сегодня во многих случаях еще весьма затруднительно.

Сложнее обстоит дело с различением явлений паразитизма и хищничества, поскольку один и тот же принцип взаимодействия присущ обоим явлениям. Сопоставление эволюционно развитых форм паразитизма и хищничества показывает, что они различаются уровнями биологической организации, на которых осуществляется тот или иной тип облигатного сожительства. Если при паразитизме облигатное сожительство развивается на организменном уровне (обеспечивается облигатность контакта конкретных организмов в течение того или иного этапа онтогенеза), то при хищничестве облигатное сожительство развивается на популяционном уровне (облигатность контакта популяций на фоне случайных, факультативных в этом смысле, контактов конкретной пары: хищник—жертва).

У хищников вырабатывается облигатность сожительства популяций, и именно этим явления хищничества принципиально отличаются от явлений паразитизма. Для обозначения такого типа облигатного сосуществования, вероятно, подошел бы термин «парабиоз», посредством которого Шеде (Schaede, 1962) разделяет формы облигатного сожительства без непосредственного телесного контакта (жизнь друг возле друга) и «истинные» симбиозы (жизнь друг с другом). Интересно отметить, что в границах хищничества находят себе место при этом и явления некрофагии (когда субъект питания умерщвляется до начала «трапезы»), в связи с чем было бы интересно подробнее изучить различия между некрофагией сапрофитов и таковой хищников. Здесь может, вероятно, оказаться важным представление о степени диффузности распределения пищевого суб-

страта как основе различий поведения при добыче питания. При определении паразитизма, таким образом, представляется весьма полезным использование учения об уровнях биологической организации.

Одно из основных соображений, которое мы хотели бы подчеркнуть, заключается в том, что в природе возникают первоначально не симбиозы, но биологические взаимодействия организмов, основанные на различного рода потребностях индивидуумов (фагобиоз, комменсализм, квартирантство). Облигатные сожительства организмов разных видов (симбиозы) есть возможный эволюционный результат таких взаимодействий. Последняя мысль получила хорошее освещение уже в работах ряда русских ботаников, развивавших идеи симбиогенетической эволюции (Фаминцин, 1907; Мережковский, 1909; Козо-Полянский, 1921, 1924).

Нетрудно заметить, что разные виды биологических взаимодействий организмов различаются между собой прежде всего не физиологическими или биохимическими особенностями (например, составом получаемой пищи), но особенностями поведения организмов при осуществлении того или иного принципа этих взаимодействий.

Необходимость выделения поведенческого (этологического) аспекта при отграничении паразитизма от других близких явлений биологических взаимодействий находит подтверждение и во многих примерах из мира паразитных организмов. Уже у наиболее простых организмов, таких как бактерии (риккетсии) и вирусы, отмечены самые различные способы добывания пищи. Моулдер (1965, стр. 16) отмечает, что, «например, различные представители кишечной флоры человека почти неразличимы морфологически и обладают многими общими физиологическими и иммунологическими свойствами. Между тем среди них можно встретить, с одной стороны, истинных сапрофитов, обитающих в земле, молоке, растениях и т. п. и попадающих в кишечник случайно, и, с другой стороны, настоящих паразитов, которые не могут размножаться вне организма человека».

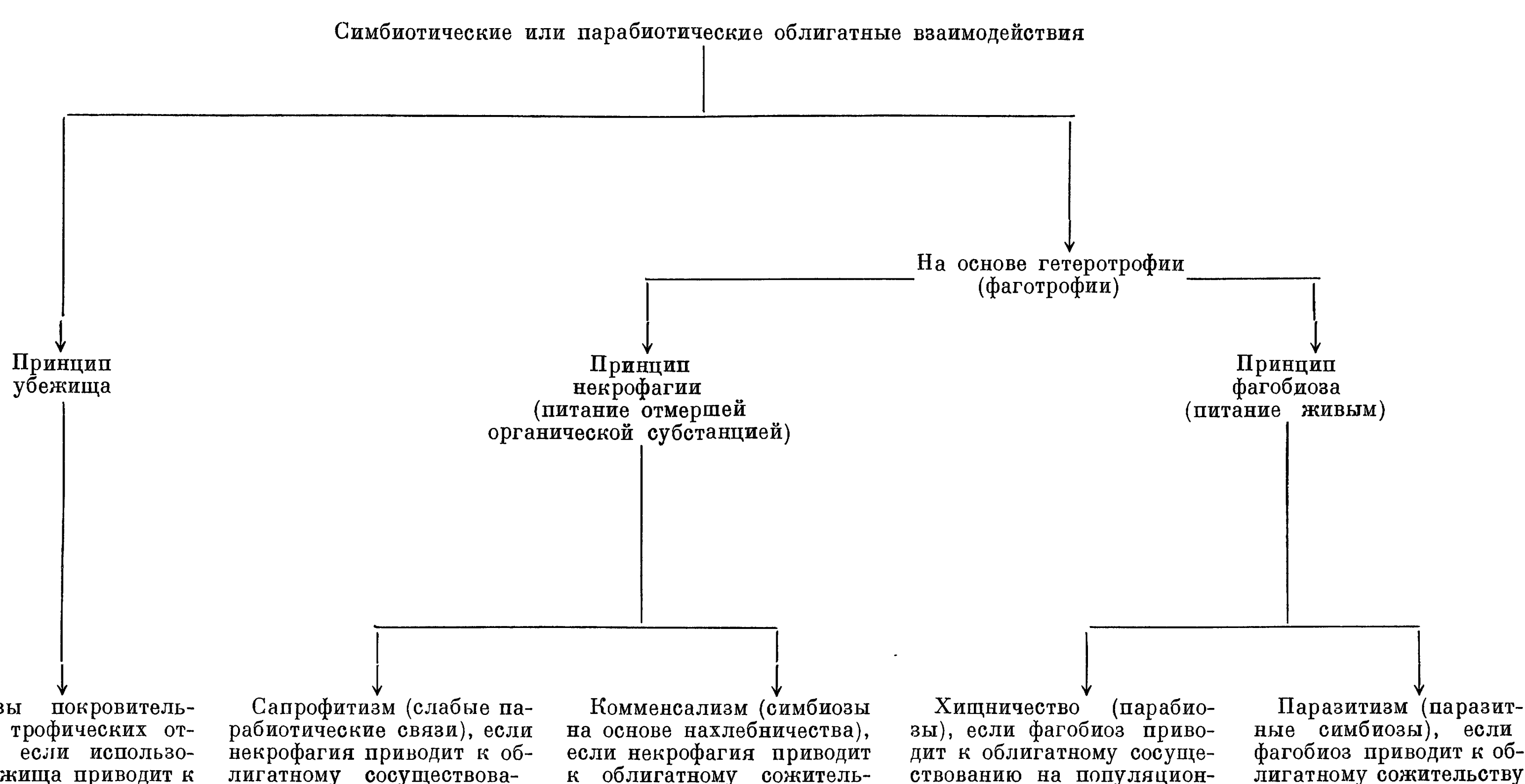
Необходимость изучения поведения организмов для установления существа паразитизма отражена во многих широкоизвестных его определениях. Согласно одному из наиболее известных определений, паразитизм представляет собой тесную форму симбиоза, при которой один организм питается за счет другого, как это делает и хищник, но жертва или хозяин при этом не погибает сразу (Шимкевич, 1900). «Паразитизмом мы называем такой тип биологических взаимоотношений между организмами, — пишет К. И. Скрябин (1923), — когда один из них — „паразит“ — обитает временно или постоянно на поверхности тела или в глубине органов и тканей другого — „хозяина“, питаясь за счет последнего и не оказывая взамен никакой услуги». Сходные определения давали и другие исследователи (Курсанов, 1939; Чеботарев, Ратнер, 1962; Schaede, 1962).

Как можно видеть, приведенные выше определения подчеркивают в явлениях паразитизма прежде всего то обстоятельство, что паразитизм — это такая форма отношений между партнерами по паразитному симбиозу, при которой один из партнеров (паразит) использует другого (хозяина) как источник питания. Бейтс (Bates, 1958), обсуждая категории пищевого поведения, справедливо отмечал, что если термины «фитофагия», «сапрофагия» и «саркофагия» более говорят о характере пищевого материала, то термин «паразитизм» описывает род пищевого поведения.

Нельзя обойти в этой связи экологическую концепцию паразитизма, разработанную рядом отечественных ученых-паразитологов — Е. Н. Павловским, В. А. Догелем и др. Е. Н. Павловский (1935), определяя паразитизм, отмечал, что паразиты используют организм хозяина не только как источник питания, но и как место своего постоянного или временного обитания. В. А. Догель (1962) добавил к определению паразитизма Е. П. Павловского существенный штрих, предложив рассматривать в качестве паразитов такие организмы, которые не только используют другие живые организмы в качестве среды обитания и источника пищи, но и

СХЕМА 1

ПРИНЦИПЫ И ФОРМЫ БИОТИЧЕСКИХ ВЗАИМОДЕЙСТВИЙ



возлагают при этом (частично или полностью) на своих хозяев задачу регуляции своих взаимоотношений с окружающей внешней средой.

По В. А. Догелю (1962), паразитизм — преимущественно экологическое понятие, и именно поэтому паразитология должна изучать не только самих паразитов и их хозяев, но особенно те соотношения и приспособления, которые возникают как последствие поселения одного организма в другом или на другом организме. В этой связи важно отметить, что, хотя многие исследователи подчеркивали такие аспекты паразитизма, как обитание паразита на теле хозяина, они не указывали определенно именно на облигатный характер сожительства данного агрессора и данного хозяина при паразитизме. А ведь именно облигатность сожительства, осуществляемая на организменном уровне, и отграничивает явление паразитарного фагобиоза от других близких форм облигатных взаимодействий, таких, например, как хищничество.

По-видимому, Михайлов (1967) первым четко поставил вопрос о необходимости рассматривать явления паразитизма в их эволюционном развитии. Согласно взглядам Михайлова, паразитизм является своеобразной формой взаимосвязи между двумя организмами. Эта связь может быть временной или постоянной, она изменчива и подвержена эволюционному развитию.

Мы определяем паразитизм как сложное эволюционное явление, развившееся из повторявшихся в ряду поколений явлений биологического взаимодействия организмов, основанного на принципе фагобиоза и приводящего (в случае эволюционного закрепления и развития этого принципа) к явлениям симбиоза, т. е. к облигатному сожительству организмов из разных видов, осуществляемому на уровне индивидов.

Изложенные выше соображения приводят нас к представлениям о системе биологических взаимодействий между организмами (система биотических отношений), которая отражена в табл. 1.

Как можно видеть из схемы 1, действия агрессивного партнера в паразитном консорции основаны на том же принципе фагобиоза, что и действия хищников. Различия между паразитом и хищником определяются различиями в формах фагобиоза, т. е. в способах добывания пищи, но не в ее ассортименте или физиологических аспектах питания. Эти различия приводят к становлению и эволюционному развитию разных форм сосуществования, которые различаются прежде всего уровнями организации (симбиозы или парабиозы) и во вторую очередь — формами симбиозов или парабиозов. Явления дружественных или антагонистических отношений в симбиозах не находят места в предлагаемой системе биотических отношений.

ВИДОВОЙ СОСТАВ ПАРАЗИТНЫХ ЦВЕТКОВЫХ РАСТЕНИЙ

Изложенные выше соображения имеют значение прежде всего для обсуждения вопроса о видовом составе паразитных цветковых растений. Очевидно, что в эту группу должны быть включены прежде всего зеленые и бесхлорофилльные чужеядные растения из семейств *Scrophulariaceae*, *Orobanchaceae*, *Santalaceae*, *Olacaceae*, *Opiliaceae*, *Misodendraceae*, *Loranthaceae*, *Balanophoraceae*, *Cynomoriaceae*, *Rafflesiaceae*, *Lennoaceae*, *Lauraceae* и *Cuscutaceae*. Паразитная природа этих растений не вызывает сомнений. Следует заметить, однако, что некоторые представители из перечисленных выше семейств либо являются одновременно и паразитами, и растениями-хищниками (*Tozzia*, *Lathraea*), либо, являясь паразитными растениями, имеют некоторые черты хищнического образа жизни (*Cassytha*, *Cuscuta*).

Сложнее обстоит дело с зелеными и бесхорофилльными цветковыми растениями, которые относят по традиции к сапрофитным растениям. Исследователи уже давно отмечали, что так называемые сапрофитные

цветковые растения обладают многими чертами, сходными с особенностями тех растений, паразитная сущность которых не вызывает сомнений. Те и другие, в частности, имеют редуцированные листья и корни, редуцированные зародыши и т. п.

Ф. М. Каменский (1883) и Бернар (Bernard, 1899, 1904, 1909) еще в конце прошлого века показали, что при эндотрофных и эктэндотрофных микоризах орхидей и грушанковых (вересковых) в тканях корней цветковых растений происходят процессы фагоцитоза гифов микоризного гриба. С другой стороны, С. П. Костычев (1937, стр. 245) отмечал, что «поведение гриба во многих случаях напоминает типичного паразита». Мелин (Melin, 1925) на примере лесных микориз показал, что мутуалистический симбиоз имеет в своей основе обоюдный паразитизм. Сходные взгляды были высказаны также Бургефом (Burgeff, 1932, 1936, 1943, 1959), С. П. Костычевым (1937), Н. П. Горбуновой (1956, 1957, 1958), Шеде (Schaede, 1948, 1962), Бьёркманом (Bjorkman, 1959, 1960), Шмуккером (Schmucker, 1959), Керном (Kern, 1959) и рядом других исследователей.

Все это заставляет нас пересмотреть представления о биологической природе так называемых сапрофитных цветковых растений, для которых характерны явления фагоцитоза.

Определение явлений сапрофитизма, согласно которому «сапрофитизм состоит в потреблении растительным (сапрофит) или животным (сапрозой) организмом разлагающихся органических веществ» (Скрябин, 1923, стр. 15), неприменимо к группе сапрофитных покрытосеменных. В этой связи следует отметить прежде всего, что все известные полусапрофитные и сапрофитные высшие растения с эндотрофными типами микориз являются растениями, в клетках которых происходят процессы фагоцитоза (Имс, Мак-Даниэльс, 1935; Купревич, 1952; Harley, 1959; Катенин, 1972, и др.).

Обращаясь к истории вопроса, мы можем видеть, что понятие о сапрофитизме микотрофных покрытосеменных возникло из наблюдений над бесхлорофилльными растениями, непосредственная связь которых с их микоризными грибами была в то время не известна или не ясна. Сошлемся на один яркий пример. На протяжении последних ста лет подъельник (*Hypopitys monotropa*) считали то сапрофитом, то паразитом, а иногда тем и другим одновременно. Так, Г. О. Александрович (1844) считал подъельник паразитным растением; Друде (Drude, 1873) полагал, что это растение сначала развивается как сапрофит, но впоследствии у него появляются паразитические соединения с корнями соседних деревьев; Кларке (Clarke, 1882) относил подъельник к паразитным травам; Ф. М. Каменский (1883) считал это растение типичным сапрофитом; Кэмп (Camp, 1940) отнес подъельник в группу растений-паразитов; В. Ф. Купревич (1952), А. И. Толмачев (1954), А. Л. Тахтаджян (1966) и другие называют подъельник сапрофитом, и, наконец, Хатчинсон (Hutchinson, 1959) вновь включил его в группу паразитных трав.

Среди покрытосеменных сапрофитами обычно называют лишенные хлорофилла растения из семейств *Pyrolaceae*, *Orchidaceae*, *Burmanniaceae*, *Gentianaceae* и некоторых других. Зеленые растения из семейств *Orchidaceae*, *Pyrolaceae* и *Burmanniaceae* часто называют полусапрофитами, имея в виду, что, помимо предполагаемого сапрофитного питания, эти растения еще и фотосинтезируют подобно обычным автотрофам.

Рассмотрим в связи с этим взаимоотношения в микоризных симбиозах более подробно.

Согласно взглядам большой группы исследователей (Miehe, 1918; Mac Dougal, Dufrenoy, 1944, и др.), высшее растение и микоризный гриб находятся друг с другом в отношениях типа мутуалистического симбиоза. Мы, однако, уже отмечали выше, что понятие «мутуализм» не может отражать действительный принцип взаимоотношений компонентов консорция, поскольку альтруизм (дружественность) — понятие антропоморф-

ное, привнесенное человеком в сферу взаимоотношений между растениями в симбиозах.

Некоторые авторы считают, что в эндотрофных микоризных симбиозах гриб паразитирует на высшем растении (Renner, 1935; Burges, 1936; Romell, 1939, и др.). Напротив, другие исследователи считают, что высшее растение в этом случае паразитирует на своем микоризном грибе (Кернер, 1901; Kusano, 1911; Prat, 1934; Francke, 1934—1935; Camp, 1940; Lück, 1940, 1941; Vermeulen, 1947; Bjorkman, 1959, 1963, и др.). К этому выводу в отношении бесхлорофилльных микотрофных высших растений приходит в сущности и Бургеф (Burgeff, 1943, 1959), хотя он и называет эти консорции мутуалистическими симбиозами, а высшие растения в них — сапрофитами. Наконец, согласно взглядам Христофа (Christoph, 1921), Фрайслебена (Freisleben, 1934, 1936), Шеде (Schaede, 1948, 1962), Н. П. Горбуновой (1956, 1957, 1958), Штальдера и Шютца (Stalder, Schütz, 1957), Шмукера (Schmucker, 1959a) и других, на высших ступенях микотрофии организмы, компоненты микоризного симбиоза, находятся друг с другом в отношениях взаимного паразитизма (аллелопаразитизма). К этой точке зрения присоединяется Гойман (Gäumann, 1954). Он предлагает отказаться от понятия «мутуалистический симбиоз» и называть в таких случаях отношения между партнерами «мутуалистическим паразитизмом».

Можно считать сегодня несомненно доказанным, что микотрофные покрытосеменные растения, лишенные корневых волосков, получают свою пищу из почвы только через посредство их микоризных грибов. Более того, бесхлорофилльные микотрофные покрытосеменные растения все свое питание получают от их микоризного гриба или через его посредство от других хлорофиллоносных высших растений (Каменский, 1883; Burgeff, 1943, 1959; Vermeulen, 1947; Bjorkman, 1956, 1959, 1961, 1963, и др.).

Известен и способ, посредством которого микотрофные растения на высших ступенях эволюционного развития микоризных консорциев добывают свою пищу из их микоризных грибов. Этот способ — фагоцитоз гиф гриба в клетках высшего растения (Burgeff, 1936, 1943; Горбунова, 1956, 1957, 1958, и др.).

Н. П. Горбунова (1956, 1957, 1958) провела широкий анализ явлений микотрофии на примере голосеменных растений. Она пришла к заключению, что явления микотрофии в эволюционном аспекте характеризуются все большей приспособительностью компонентов друг к другу. Более того, Н. П. Горбунова (1957, стр. 38) приходит к выводу, что «во всех микоризах гриб извлекает из этого сожительства такую же пользу, как и при любой другой форме паразитизма».

Бургеф (Burgeff, 1943) выделил пять типов микориз, отражающих эволюционный путь развития микоризных сообществ. На низших ступенях их эволюционного развития мы находим явления резорбции солевого раствора из гиф гриба (halmophagie) или резорбцию сока гиф (chylophagie), тогда как на высших ступенях развития микоризных консорциев происходит более или менее полное переваривание грибных гиф в клетках высшего растения (ptyophagie, tamniscophagie, tolypophagie).

Два первых способа взаимоотношений гиф гриба и высшего растения свойственны, например, многим древесным породам (halmophagie) или проталлиумам *Lycopodium* (chylophagie); три последних свойственны как раз тем растениям, которые относят к сапрофитам и полусапрофитам из семейств *Orchidaceae*, *Pyrolaceae*, *Burmanniaceae*, *Triuridaceae*, *Gentianaceae*, *Polygalaceae* и т. д.

Об антагонистическом (не в смысле направленного взаимного влияния, а как следствия их чужеядности) характере взаимоотношений компонентов даже в совершенном микоризном симбиозе свидетельствуют известные факты нарушения равновесия между его компонентами. Христоф (Christoph, 1921) указывал, например, что при благоприятных для микоризного

гриба условиях он может прийти к победе над корнем растения и вызвать его отмирание. По Люку (Lück, 1940), грибы и растения микотрофных *Pyrolaceae* находятся по отношению друг к другу в очень лабильном состоянии: в одних местах корня побеждает гриб, в других — растение. Об этом свидетельствуют и многочисленные случаи, когда гриб, атакующий семя орхидеи, вместо нормального и специфичного для него роста интенсивно пронизывает все клетки зародыша (в том числе и меристематические) и зародыш орхидеи гибнет. Наблюдаются и обратные примеры, когда защитные силы зародыша столь велики, что гифы гриба не могут проникнуть в его ткани, — этот путь также приводит к гибели зародыша орхидеи. Только в случаях установившегося (лабильного!) равновесия между защитными силами зародыша и агрессивными силами гриба происходит их нормальное симбиотическое развитие (Burgeff, 1936).

Таким образом, фагобионтный характер взаимоотношений между микоризным грибом и высшим растением очевиден как из того, что они взаимно получают друг от друга питательные вещества (Burgeff, 1936, 1943; Bjorkmann, 1956, 1959; Vermeulen, 1947; Kramer, Wilbur, 1949; Melin, Nilsson, 1950; Morrison, 1954, и др.), так и из фактов нарушения равновесия в микоризных симбиозах (Christoph, 1921; Lück, 1940, и др.) и из прямых наблюдений явлений фагоцитоза (Каменский, 1883; Burgeff, 1932, 1936, 1943; Горбунова, 1956, 1957, 1958, и др.).

Для нас важно отметить, что взаимовыгодное в конечном счете сообщество микоризного гриба и цветкового растения есть результат развития отношений, построенных на принципах взаимного фагобиоза. Отсюда следует вывод, что покрытосеменные растения с развитыми эндотрофными и эктэндотрофными микоризами мы можем, по-видимому, включить в группу паразитных покрытосеменных растений (Терёхин, 1965 и др.).

Переваривание и усвоение содержимого гиф микоризного гриба является если и не всегда единственным, то всегда облигатным способом питания сапрофитов и полусапрофитов и очевидным прямым свидетельством того, что обладающие этим свойством растения являются растениями-паразитами.

Многие морфологические аспекты эволюции сапрофитных покрытосеменных становятся понятными только при обсуждении их в рамках «паразитарных» представлений о биологическом статусе этих растений (Терёхин, 1962б, 1965). Свидетельства в пользу признания паразитной природы взаимоотношений в приведенных выше микоризных консорциях составляют лишь небольшую часть того фактического материала, который сегодня находится в распоряжении биологов.

Сошлемся в заключение на знаменательное высказывание Шмукера (Schmucker, 1959a, стр. 383), предпринявшего недавно обзор проблемы микотрофии в целом: «Здесь едва ли можно предположить что-либо другое, чем то, что высшие растения получают органические вещества из почвы при посредстве гриба и полностью живут за его счет, т. е. паразитируют. Обычно такие бесхлорофилльные растения все же причисляют к сапрофитам. Точнее же говоря, гриб является сапрофитом, а высшее растение на нем паразитирует. Во всяком случае так живет сапрофитный консорций. Обычно не обращают внимания на то, что, например, консорций *Neottia* состоит из одного явного, а другого невидимого партнера, и называют его по первому партнеру. В этом смысле *Neottia* и другие подобные растения принято считать сапрофитами, как это почти всегда и делается. Для этих голосапрофитов не может возникнуть вопроса — полезно ли это огрибление, безразлично или вредно. Основная черта их отношений ясна». Мы лишь добавим от себя, что основная черта их взаимоотношений — взаимный паразитизм высшего растения и гриба в консорции (аллелопаразитизм). То, что гриб является, кроме того, и сапрофитом, не исключает того обстоятельства, что в консорции он ведет себя как паразит.

ТАБЛИЦА 1

Состав групп паразитных *Angiospermae* (включая облигатные микоризные консорции с явлениями фагоцитоза)

Семейства	Всего паразитных		С варьирующим количеством хлорофилла		Бесхлорофилльных	
	родов	видов	родов	видов	родов	видов
Dicotyledones						
Santalales (Тахт.)						
Olacaceae	3	20				
Opiliaceae	2	2				
Misodendraceae *	1	11				
Santalaceae *	32	400	—	—	2	10
Loranthaceae *	40	1400	—	3		
Cynomoriaceae *	1	2	—	—	1	2
Balanophoraceae *	18	110	—	—	18	110
Aristolochiales (Hutch.)						
Hydnoraceae *	2	18	—	—	2	18
Rafflesiaceae *	8	55	—	—	8	55
Laurales (Hutch.)						
Lauraceae	1	31				
Ericales (Тахт.)						
Pyrolaceae	16	61	—	5	12	15
Boraginales (Тахт.)						
Lennoaceae *	3	4	—	—	3	4
Polemoniales (Тахт.)						
Cuscutaceae *	1	170	1	170		
Scrophulariales (Тахт.)						
Scrophulariaceae	50	700	—	1	5	57
Orobanchaceae *	11	160	—	—	13	160
Gentianales (Hutch.)						
Gentianaceae	6	50	6	50		
Campanulales (Тахт.)						
Lobeliaceae	1	1	1	1		
Polygalales (Тахт.)						
Polygalaceae	1	2	1	2		
Monocotyledones						
Alismatales (Hutch.)						
Petrosaviaceae *	2	4	2	4		
Triuridales (Hutch.)						
Triuridaceae *	4	80	4	50		
Burmanniales (Hutch.)						
Burmanniales	11	100	10	64		
Thismiaceae *	10	34	10	34		
Corsiaceae *	2	9	2	2		
Orchidales (Тахт.)						
Orchidaceae *	800	30000	22	75	2	

* Семейства, все представители которых являются паразитными растениями.

В табл. 1 приведены группы паразитных *Angiospermae*. Вместе с группой аллелопаразитов паразитные покрытосеменные растения составляют примерно 33 000 видов и входят в состав 14 порядков, 24 семейств и почти 1000 родов.

Интересно отметить, что в некоторых родах, как например в роде *Striga* или *Pyrola*, голопаразитные виды встречаются наряду с облигатными, хлорофиллоносными паразитными видами. Более того, хлорофиллоносные растения с развитым листовым аппаратом и голопаразитные формы с чешуями вместо листьев можно обнаружить в пределах одного и того же вида, например *Pyrola subaphylla* (табл. I). Эти примеры показывают, что значительные эволюционные изменения в направлении паразитизма могут совершаться в пределах рода. Последнее положение имеет для понимания возникновения и эволюции паразитизма особое значение.

В этой связи целесообразно хотя бы кратко коснуться вопроса о так называемых полупаразитных и полусапрофитных *Angiospermae*.

Термины «полупаразит» и «полусапрофит» употребляют обычно в отношении зеленых паразитных растений из семейств *Loranthaceae*, *Santalaceae* и др. (Шишкин, 1955; Березнеговская, 1963), а также в отношении микотрофных растений с зелеными листьями из семейств *Orchidaceae*, *Pyrolaceae*, *Burmanniaceae* и др. Приставка «полу-» означает, что относящиеся сюда растения имеют также и свой собственный фотосинтезирующий аппарат.

В литературе между тем имеется и другое, более распространенное понимание степени паразитизма как меры облигатной зависимости паразита от хозяина (Визнер, 1892; Бейлин, 1948а, и др.). Авторы, придерживающиеся этой точки зрения, используют для выражения степени паразитизма термины «факультативный» и «облигатный».

Конечно, выделение факультативных и облигатных групп паразитов — лишь первая грубая классификация растений по степени их приуроченности к паразитному образу жизни. Однако эта классификация несомненно точнее и объективнее отражает суть дела, чем ничего по существу не выражающий термин «полупаразиты» (Терехин, 1965).

Что касается микотрофных растений, то, по-видимому, бесхлорофилльность микотрофных паразитных покрытосеменных в некоторых случаях связана с иными факторами, нежели степень их зависимости от присутствия микоризного гриба. Например, хлорофилл может присутствовать не только у зеленолистных орхидей, но также и у безлистной бледно-зеленой *Corallorhiza* и у бурой *Neottia*. Представители рода *Pyrola* — облигатные паразиты. Тем не менее в пределах некоторых видов рода *Pyrola* (*P. aphylla*, *P. subaphylla*, *P. dentata*, *P. picta*, *P. chlorantha*) можно обнаружить все переходы от зеленых растений с развитой розеткой листьев до бесхлорофилльных форм с листьями, редуцированными до чешуй (Camp, 1940; наши наблюдения над *P. subaphylla*; табл. I).

Весьма вероятно, что утрата хлорофилла объясняется во многих случаях тройным паразитизмом, или эпипаразитизмом по терминологии Бьёркмана (Bjorkman, 1956, 1959, 1960, 1961, 1963). В этом случае цветковое растение (*Hypopitys monotropa*) паразитирует на другом высшем растении (*Pinus*) через посредство общего для обоих растений микоризного гриба. Таким образом, в отношении облигатно-паразитных растений мы будем употреблять название «зеленые» и «бесхлорофилльные» (включая сюда растения с минимальным, визуально неулавливаемым присутствием хлорофилла и редуцированными до чешуй листьями).

В соответствии с изложенными выше соображениями в настоящем исследовании рассматриваются все группы чужеядных цветковых растений, включая облигатно-микотрофные виды с эндотрофными и эктэндотрофными микоризами и выраженными явлениями фагоцитоза.

ОСНОВНЫЕ ТИПЫ И ФОРМЫ ПАРАЗИТИЗМА ПОКРЫТОСЕМЕННЫХ И ИХ ПРОИСХОЖДЕНИЕ

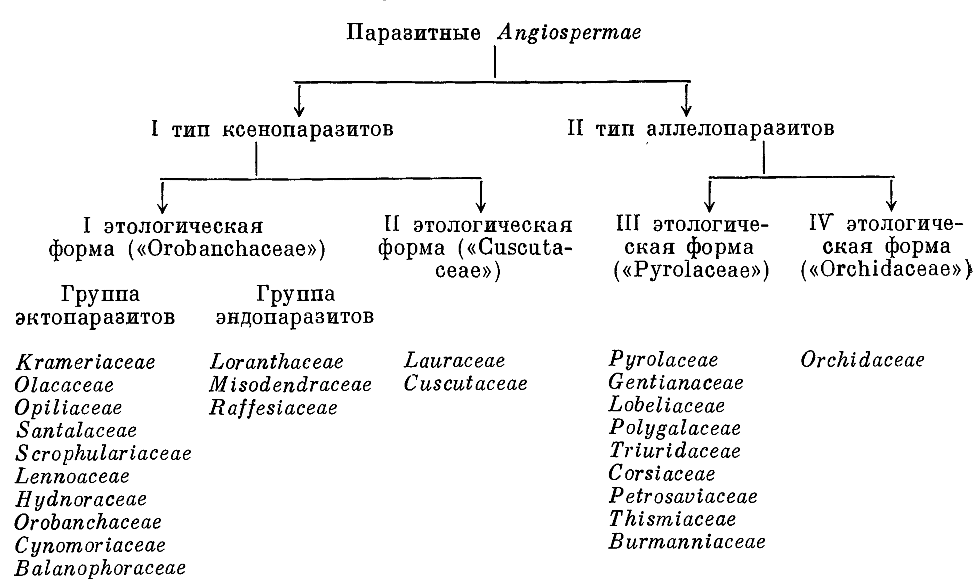
К паразитным покрытосеменным растениям относятся все растения, чье питание связано с использованием принципа фагобиоза (питание живыми организмами, чужеядность) и осуществляется путем облигатных индивидуальных контактов. Вместе с тем более подробное изучение явлений паразитизма у покрытосеменных растений показывает, что чужеядное питание в разных группах цветковых осуществляется различными путями. Можно выделить два основных типа паразитизма, различающихся особенностями в осуществлении чужеядности.

Тип ксенопаразитов выделяется тем, что их чужеядность осуществляется посредством интерцеллюлярных контактов с тканями растения-хозяина. Приставка «ксено-» подчеркивает отличие явлений ксенопаразитизма от явлений автопаразитизма (схема 2). Для растений, относящихся к типу ксенопаразитов, характерен паразитизм на высших же растениях, главным образом на цветковых и голосеменных. Очень редко цветковые паразитируют на прибрежных водорослях (например, на *Chara* в средиземноморской области). Интересно также отметить, что среди ксенопаразитов нет представителей однодольных растений.

Второй тип, тип аллелопаразитов, отличается тем, что у его представителей паразитное питание осуществляется посредством интрацеллюлярных контактов (со стороны высшего растения-паразита) с гифами микоризных грибов. Этот тип паразитизма характеризуется взаимным паразитизмом партнеров микоризного симбиоза и явлениями фагоцитоза в клетках высших растений. В этой группе паразитных растений мы встречаем как представителей двудольных, так и представителей однодольных растений (схема 2).

СХЕМА 2

СИСТЕМА ТИПОВ И ФОРМ ЧУЖЕЯДНОСТИ ПАРАЗИТНЫХ ПОКРЫТОСЕМЕННЫХ



Образование у паразита гаусториального органа — свидетельство его принадлежности к первому типу паразитных консорциев. Для микотрофных аллелопаразитов характерно развитие специализированных гаусториальных тканей, принимающих гифы гриба-агрессора. Различия в способах, посредством которых осуществляется паразитное питание

цветковых, не исчерпывается только отмеченными выше особенностями. В границах каждого типа также можно различить два принципиально обособленных способа чужеядности; каждый такой способ чужеядности характеризует оригинальную форму паразитизма. Способ чужеядности является изначально заданным условиями перехода к чужеядному питанию, и дальнейшая эволюция паразита может происходить только в рамках данной формы паразитизма.

Формы паразитизма мы называем по имени семейств, в которых представлена та или иная форма паразитизма.

Первая форма паразитизма — форма «Orobanchaceae» — характеризуется тем, что чужеядное питание осуществляется посредством органов, являющихся производными радикулы (или базального полюса зародыша). В связи с такими особенностями, как экстраматрикальное (вне тканей хозяина) или интраматрикальное (в тканях хозяина) развитие паразита, чужеядные растения, включенные в первую форму паразитизма, могут быть разделены на две группы: эктопаразитов и эндопаразитов (схема 2).

Группа эктопаразитов соответствует примерно тем паразитным растениям, которые известны в литературе под названием «корневых» паразитов, а группа эндопаразитов — паразитам «стеблевым» (Malcolm, 1966a, 1966b, и др.). Термины «экто-» и «эндопаразиты» более точны, ибо паразитизм в обеих группах в сущности корневой, а различать эти растения по месту их внедрения в ткани растений-хозяев не совсем, по-видимому, правильно, так как по крайней мере некоторые из стеблевых паразитов внедряются первоначально в ткани корня хозяина, но затем паразитируют в тканях побега. Таковы, например, виды *Cytinus*, *Apodanthes* и *Pylostyles* из сем. *Rafflesiaceae*. С другой стороны, мы наблюдали корневых паразитов *Rhinanthus major* и некоторых других паразитных представителей сем. *Scrophulariaceae* на корневищах некоторых злаков.

Вторая форма паразитизма — форма «Cuscutaceae» — характеризуется тем, что чужеядное питание осуществляется посредством органов, происходящих из адвентивной корневой системы, которая в свою очередь является производным эпикотиля (стеблевого апекса) зародыша. Сюда относятся паразитные представители семейств *Lauraceae* (*Cassytha*) и *Cuscutaceae* (схема 2).

Во втором типе паразитных консорциев (типе аллелопаразитов) мы также различаем два способа чужеядности и соответственно две формы паразитизма.

Третья форма паразитизма — форма «Pyrolaceae» — характеризуется тем, что чужеядное питание высшего растения осуществляется в результате проникновения агрессивных гиф микоризного гриба в ткани проростка, развивающегося из радикулы (или базального полюса зародыша). Дело при этом происходит таким образом, что гифы гриба внедряются в клетки базальной области проростка, развивающегося из радикулярного полюса зародыша. К этой форме аллелопаразитизма принадлежат представители нескольких семейств двудольных и однодольных растений (схема 2).

Чертвертая форма паразитизма — форма «Orchidaceae» — характеризуется тем, что чужеядное питание высшего растения осуществляется (по крайней мере первоначально) в результате внедрения агрессивных гиф микоризного гриба в ткани базальной области зародыша (схема 2).

Глубина различий в способах чужеядности свидетельствует в пользу политопного происхождения паразитизма покрытосеменных и неодинаковой роли разных факторов в становлении той или иной формы паразитизма. И, наконец, различия в степени эволюционного совершенствования паразитизма в разных группах покрытосеменных говорят о гетерохронном происхождении чужеядности.

В. А. Догель (1962) справедливо указывал, что проблема происхождения паразитных организмов не имеет общего решения. Согласно взглядам

Догеля, большая часть животных-эктопаразитов происходит от хищников. В ряде случаев возникновение эктопаразитизма идет от сидячего образа жизни. Личиночный паразитизм возник, вероятно, путем перехода некрофагов к питанию тканями живого организма. Эндопаразиты происходят от эктопаразитов, паразиты крови — из паразитов кишечника.

Эта точка зрения о множественном и различном происхождении паразитизма может быть подтверждена и на примере паразитных цветковых растений.

Как отмечали Мак-Дугал и Кэннон (Mac Dougal, Cannon, 1910, стр. 1—2), «теоретические рассуждения ведут к заключению, что в чисто физиологических особенностях и в образе жизни зеленых растений мы можем видеть условия, благоприятствующие паразитизму. . . Механическое соприкосновение тел семенных растений, приводящее иногда к паразитизму, может происходить тремя путями: 1) корни, растущие тесно в почве, могут соединяться или внедряться один в другой; 2) адвентивные корни, возникающие из междоузлий в любом месте воздушных стеблей, могут пронзать тела других растений; 3) семена, живущие в коре или в ранах растений, могут прорастать и посылать абсорбирующие органы в ткани возможного хозяина».

Биологам известны случаи спонтанного паразитизма автотрофных растений. Так, отмечен, например, паразитизм *Passiflora coerulea* посредством внедрения корня в ткани корней растения-хозяина *Evonymus japonicus* (Pee-Laby, 1904). Была также показана возможность коротко-живущих однолетников завершать свой полный жизненный цикл в качестве паразитов на случайных растений, в ткани которых их семена попадали естественным путем и прорастали или же были искусственно помещены туда в ранний период развития.

Эти наблюдения вызвали интерес, были поставлены специальные опыты по индуцированию искусственной чужеядности. Мак-Дугалу (Mac Dougal, 1910) удалось в искусственных пересадках вызывать паразитизм автотрофных *Cissus laciniata* на стебле *Opuntia blakeana*, *Cissus laciniata* на стеблях *Carnegia gigantea* и *Echinocactus*, *Opuntia versicolor* и *Opuntia blakeana* на стебле *Echinocactus wislizenii*, *Agave* на *Opuntia blakeana*, *Echinocactus* и *Agave* на *Carnegia*. Ему же (Mac Dougal, 1917) удавалось наблюдать и в природе спонтанное паразитирование *Opuntia blakeana* на *Carnegia gigantea*, *Opuntia parkinsonia* на *Acacia* и *Carnegia*. Известен также случай паразитизма *Opuntia* на *Idria* (Moran, 1966, цит. по: Kuijt, 1969).

Сходные опыты были проведены французским исследователем Мольяром (Molliard, цит. по: Без автора, 1914). Он выращивал кресс-салат (*Lepidium sativum*) на стебле боба (*Phaseolus vulgaris*). Для этого Мольяр проращивал семена кресс-салата на влажной бумаге, а затем переносил растеньице в маленькую полость в подсемядольном колене прорастающего боба. Если растения содержались под колпаком во влажной атмосфере, салат развивался вполне нормально, образуя многочисленные зеленые листья; дней через 40 истощенное растение-хозяин погибало.

Вышеперечисленные наблюдения и опыты свидетельствуют о том, что естественный паразитизм в природе — явление вполне возможное. За возможность происхождения паразитизма из спонтанных корневых срастаний высказывались также И. Г. Бейлин (1948а), У. Х. Рахимов (1965), Малколм (Malcolm, 1966b) и Куит (Kuijt, 1969). По мнению Малколма (Malcolm, 1966b), эта точка зрения подкрепляется двумя наблюдениями: во-первых, тенденция к срастанию корней является общей тенденцией у покрытосеменных растений; во-вторых, успехи по искусственным прививкам предполагают, что барьеры к интимному соединению неродственных или отдаленно родственных растений не очень строги.

Однако корневые срастания являются лишь одним из условий преобразования автотрофного питания в чужеядное. Для того чтобы укрепить

представления о значении корневых срастаний в эволюционном становлении паразитных цветковых, необходимо вскрыть и некоторые другие стороны проблемы. Так, необходимо выяснить гомологию гаусториальных структур и особенности абсорбции питательных веществ паразитом. Важно также установить первоначальные преимущества, которые позволяли естественному отбору действовать в направлении закрепления чужеядности, и экологическую ситуацию, при которой отдельные явления корневых срастаний под воздействием отбора с неизбежностью замещались наследственно закрепленной способностью к образованию гаусториальных структур.

Полученные нами данные по морфогенезу проростков *Orobanche* и *Cuscuta* и имеющиеся в литературе сведения о развитии представителей семейств *Scrophulariaceae*, *Lennoaceae*, *Rafflesiaceae*, *Balanophoraceae*, *Cynomoriaceae*, *Loranthaceae*, *Santalaceae* и некоторых других позволяют вполне согласиться с мнением Куита (Kuijt, 1969) о том, что гаусториальные органы ксенопаразитов являются органами корневого происхождения. Вместе с тем наши представления о конкретных путях и источниках эволюционного становления гаусториальных структур у растений-ксенопаразитов принципиально отличаются от представлений, развиваемых этим исследователем. Согласно точке зрения Куита (Kuijt, 1969), для ксенопаразитов характерны два типа гаусториев: латеральные и радикулярные. Первые являются преобразованиями субапикальной области меристемы корня, вторые — результатом эволюционного преобразования апекса корня (радикулы — у более специализированных растений). Более того, Куит считает, что только гаустории второго типа (радикулярные) способны обеспечить переход к совершенно гетеротрофному образу жизни.

Этот взгляд на двойственную природу гаусториев является большим заблуждением. Сравнение онтогенезов у более и менее специализированных паразитных растений из разных таксонов показывает, что так называемые радикулярные гаустории являются результатом постепенных эволюционных преобразований корневой системы паразита с латеральными гаусториями в направлении ее редукции.

Имеются очевидные свидетельства того, что эволюционное возникновение гаусториев при корневом ксенопаразитизме — результат морфогенетического преобразования апекса корня атакующего растения. Мак-Дугал (Mac Dougal, 1917) считает, например, что давление, равное тому, которое наблюдается в набухающем семени, вполне достаточно, чтобы обеспечить механическое внедрение корней растения-агрессора в ткани корня растения-хозяина. В его опытах наблюдалось каллюсообразное вздутие атакующего корня в месте внедрения и характерное для типичных паразитарных гаусториев распределение абсорбционных тканей атакующего корня в тканях корня растения-хозяина. Отметим, что речь идет при этом о случайном паразитизме автотрофного растения.

В опытах Мольяра (см. Без автора, 1914, стр. 92) подобное же явление описывается следующим образом: «Пока корень салата еще не касался тканей боба, он сохранял свою нормальную структуру; когда он дорастал до них, его боковые выросты тотчас же начинали утолщаться и набухать, принимая вид корней настоящих растений-паразитов, способных разрушать ткани хозяина и всасывать их содержимое». Мы не в праве предположить у этих автотрофных растений преадаптацию в направлении паразитизма. Каллюсообразные преобразования корневых апексов — это, по-видимому, не уникальная особенность корней некоторых растений, могущих стать паразитами, но более широкое и ранее приобретенное свойство организации автотрофных растений. Можно предположить, что закрепление отбором подходящих мутаций при достаточно частом повторении и выгоде нового способа питания — дело вполне возможное.

Как мы уже отмечали, происхождение гаустория из преобразованных апексов корня (радикулы) достаточно очевидно у всех специализированных паразитных растений из семейств *Orobanchaceae*, *Balanophoraceae*, *Loranthaceae* и т. д. Несомненна радикулярная природа гаусторий и у *Striga orobanchoides* (=*S. gesnerioides*). Если сопоставить этот вид с наименее специализированным представителем рода — *Striga euphrasioides* — и связать оба вида рядом переходных форм: *Striga baumanii*, *Striga asiatica* (=*Striga lutea*), *Striga hermonthica*, то гомологичность так называемых радикулярных и латеральных гаусториев станет вполне ясной. Процесс постепенного перехода латеральных гаусториев в радикулярные можно проследить и на примере других эволюционных рядов в семействах *Scrophulariaceae* или *Loranthaceae*. Радикулярные гаустории — результат постепенного смещения образования так называемых латеральных гаусториев на более ранние стадии онтогенеза.

Принципиальная идентичность способов развития и строения радикулярных и латеральных гаусториев также свидетельствует об их едином происхождении (Musselman, Dickison, 1975). Наконец, изучение развития и строения гаусториев *Cuscuta* не только свидетельствует об их корневой природе, но также и о том, что каждый гаусторий *Cuscuta* — это собственно преобразованный в процессе эволюции апекс адвентивного корня в целом.

Таким образом можно говорить о едином морфогенетическом механизме становления гаусториального аппарата у всех ксенопаразитных растений. Равным образом можно говорить об особом характере корневых срастаний, предшествующих паразитизму, когда растение-агрессор внедряется в ткани хозяина, используя возможности именно апикальных меристем.

Механизм извлечения паразитом питательных материалов из тканей хозяина изучен еще очень слабо. Предполагается, что для этого имеются три возможности: тургор хозяина, осмотическая абсорбция гаусторием и транспирационный пул (Härtel, 1959). Как отмечает Малколм (Malcolm, 1966b), каждый из этих механизмов может быть признан, но для каждого встречаются исключения. Тем не менее большинство корневых паразитов имеют значительное тургорное давление, более высокую осмотическую концентрацию в тканях, чем хозяин, и необычно высокую транспирацию (Kuijt, 1969, и др.).

Мак-Дугал (Mac Dougal, 1917) пришел в результате многократных экспериментов к выводу, что внедрение в ткани хозяина гаустория паразита не может рассматриваться как условие, обязанное просто осмотическому балансу между двумя группами клеток при равных физических условиях. Инвазированные клетки хозяина обычно бывают вакуолизированными, но молодые клетки гаустория, вероятно, не вакуолизированы. Абсорбция у них почти целиком поглощающая, и сосущая сила будет действовать против любого вероятного осмоса.

Ключевым вопросом проблемы происхождения паразитизма цветковых является вопрос о первоначальных преимуществах, которые побуждают автотрофные растения перейти к чужеядному питанию. На первый взгляд ответ очевиден — выгоды питания органическими веществами, т. е. выгоды гетеротрофности. Однако многие факты говорят против такого упрощенного представления. Паразитные растения далеко не сразу после перехода к чужеядности теряют собственный хлорофиллоносный аппарат и развитую корневую систему. С. П. Костычев и Е. Цветкова (1921) показали, что слабоспециализированные паразиты из сем. *Scrophulariaceae* получают от своих хозяев главным образом воду и минеральные соли. Органические вещества поступают к такого рода паразитным растениям, по-видимому, в незначительных количествах (Malcolom, 1962; Cantlon et al., 1963; Piehl, 1963; Govier et al., 1967). Они не обеспечивают их полного развития при отсутствии фотосинтеза, как это было продемонстри-

ровано на примере значительно более специализированной *Striga asiatica* (Rogers, Nelson, 1962).

С. П. Костычев (1937) отмечал, что первым толчком к паразитизму у высших зеленых растений является именно неудовлетворительное состояние водного режима вследствие дисгармонии между корневой и листовой системами при определенных экологических условиях. «По причинам, которые пока остаются невыясненными, — пишет С. П. Костычев (1937, стр. 242), — у зеленых паразитов создалась структура корней, не удовлетворяющая потребностям растений, живущих на открытых солнечных местах, а зеленые паразиты сем. *Scrophulariaceae* относятся именно к обитателям незатененных и влажных мест. Дальнейший прогресс паразитного питания можно представить себе так: при высасывании воды из корней растения-хозяина в тело паразита попадают и органические вещества. Вначале, как видно на примере описанных выше зеленых паразитов, это обстоятельство не имеет существенного значения, но с течением времени приобретается приспособление к облегченной работе хлорофиллоносного аппарата; последняя постепенно ведет к его атрофии, а за ней следует и постепенная атрофия листовых органов».

Таким образом, не органические вещества, но улучшение условий водно-солевого снабжения является тем первоначальным преимуществом, которое получают автотрофные растения, переходя к чужеядности. Эта точка зрения находит подтверждение как в общих наблюдениях (известно, что зеленые растения-паразиты очень быстро вянут), так и в специальных исследованиях. Высокий транспирационный коэффициент обнаружен не только у представителей подсем. *Rhinanthoideae* (Seeger, 1910; Heinricher, 1917; Härtel, 1959; Sprague, 1962), но также у *Comandra* (Piehl, 1965), *Epifagus* (Cooke, Shively, 1904), *Viscum* (Kamerling, 1914; Hartl, 1956). Турман (Thurman, 1965) показал, что всю воду и минеральные вещества *Orthocarpus faucibarbatus* получает от хозяина. В ряде работ было доказано, что осмотическая концентрация в тканях паразита, содержащих хлорофилл, имеет тенденцию быть выше, чем в листьях растения-хозяина (Harris, 1918).

Справедливость этих концепций означает, что автотрофное растение, переходя к чужеядности, получает прежде всего не новые вещества, но более надежно (возможно, более стабильно!) обеспечивается в течение онтогенетического развития водой и минеральными веществами.

Очевидно, более важным оказывается в этом случае не состав пищи, а ее источник, и приспособления должны быть направлены прежде всего на закрепление нового источника пищи, нового пищевого субстрата. Тенденция к корневым срастаниям является общей для покрытосеменных (Malcolm, 1966b; Kuijt, 1969). Однако лишь некоторые виды покрытосеменных на отдельных эволюционных этапах переходили к чужеядности. Отсюда следует, что должна существовать какая-то особенная экологическая ситуация, при которой тенденция к корневым врастаниям превращается в тенденцию к установлению паразитного образа жизни. Весьма вероятно, что при этом имеет значение частота осуществления морфогенетических контактов в популяциях будущих растений-паразитов и будущих растений-хозяев. Это вполне подтверждается в отношении становления паразитизма в сем. *Cuscutaceae*.

Все сказанные выше соображения о происхождении паразитизма относятся к группе корневых паразитов из первой формы паразитизма (группа эктопаразитов, по нашей классификации). Однако первая форма паразитизма не исчерпывается группой корневых паразитов. Представители по меньшей мере четырех семейств (*Loranthaceae*, *Misodendraceae*, некоторые *Rafflesiaceae* и *Henslowia* и *Phacellaria* из сем. *Santalaceae*) паразитируют в тканях стеблей и листьев их растений-хозяев.

Изучение эмбриогенеза и морфогенетического развития молодых проростков некоторых *Loranthaceae* (*Viscum album*, *Arceuthobium oxycedri*

и др.) убеждает нас в том, что и здесь гаусториальные органы по происхождению суть преобразованные апексы первичных корешков (радикул).

Как же можно представить себе происхождение паразитизма в этой группе? Весьма вероятно его происхождение из эпифитных форм жизни.

Как известно, у большинства покрытосеменных растений функции расселения молодого спорофита (зародыша), его защиты, закрепления на питающем субстрате и переживания неблагоприятных для развития условий (период покоя) распределены между структурами плодов и семян. В некоторых группах растений (например, у некоторых баланофор) осуществляемые тканями плода функции расселения сведены к минимуму или плод как таковой вообще отсутствует и основные заботы о зародыше берет на себя семя.

У большинства представителей сем. *Loranthaceae*, напротив, плоды осуществляют и присущие им биологические функции, и функции семени. Плоды *Loranthaceae* имеют клейкую пульпу, которая способствует прикреплению плодов (после их прохождения через желудочный тракт некоторых птиц) к стеблям растений-хозяев. Высокое соответствие структурной организации завязи (плода) и выполняемых им биологических функций расселения и сохранения зачатков нового поколения, а также широкое распространение описанного способа расселения как среди высокоспециализированных, так и среди слабоспециализированных паразитных форм позволяет предполагать, что такой способ расселения и закрепления на субстрате возник раньше, чем паразитический образ жизни. Отсюда можно сделать вывод, что стеблевой паразитизм *Loranthaceae* и близких к нему по способам чужеядности паразитных представителей семейств *Misodendraceae* и *Santalaceae* (*Henslowia*, *Phacellaria* и др.) мог развиться из эпифитных форм жизни, как это предполагал И. Г. Бейлин (1968) и некоторые другие исследователи. В то же время отсутствие среди перечисленных паразитных групп автотрофных эпифитных видов дает основание и для иной трактовки происхождения стеблевого эндопаразитизма.

Известно, что семена из сухих плодов некоторых представителей сем. *Orobanchaceae* (*Cistanche*, *Phelypaea*, *Aeginetia*, *Epiphagus* и др.), сем. *Balanophoraceae* (*Mystropetalon*, *Sarcophyte*), *Scrophulariaceae* (*Melampyrum*) разносятся главным образом с помощью мелких почвенных животных (муравьев, термитов), ветра и атмосферных осадков. С другой стороны, семена паразитных растений из сем. *Rafflesiaceae* (например, *Rafflesia*) и *Balanophoraceae* (*Balanophora*) распространяются крупными животными при посредстве клейкой пульпы, развивающейся в плодах или же в тканях оси соцветия. Заметим, кстати, что нами обнаружены среди *Rafflesiaceae* промежуточные между типичными *Rafflesiaceae* и *Balanophoraceae* способы образования пульпы. Так, у некоторых видов *Bdallophyton* из сем. *Rafflesiaceae* (например, у *B. oxylepis*) плоды при созревании погружаются в мякоть тканей оси соцветия, и, таким образом, в образовании пульпы принимают участие и ткани плода, и ткани оси соцветия.

Подобный же способ распространения семян обнаружен нами у представителей дальневосточного рода *Phacellanthus* из сем. *Orobanchaceae*. Приуроченность *Phacellanthus* к местам, часто посещаемым лесными животными, в частности к кабаньим тропам, свидетельствует о том, что семена этих растений, подобно семенам *Rafflesia*, также погруженным в клейкую пульпу плода, разносятся посредством животных. Интересно также, что цветки и плоды *Phacellanthus* и *Rafflesia* сидят прямо на почве (у *Phacellanthus* стебли спрятаны в почву, у *Rafflesia* они вообще отсутствуют). Такое положение способствует описанному способу распространения семян.

Можно предположить, что интерес птиц к плодам растений, снабженным питательной пульпой, мог способствовать превращению корневых паразитов в паразитов стеблевых. О том, что такой переход не очень сложен в биологическом и эволюционном планах, свидетельствует нали-

чие в одном семействе (*Loranthaceae*, *Santalaceae*, *Rafflesiaceae*) как корневых, так и стеблевых форм паразитизма. Среди стеблевых форм паразитизма *Loranthaceae* известны три рода (*Nuytsia*, *Atkinsonia*, *Gaiadendron*), представители которых являются наземными корневыми паразитами. Среди корневых паразитов из сем. *Santalaceae* представители родов *Phacellaria*, *Cladomyza*, *Dendromyza*, *Dendrophthora*, *Dufrenoya*, *Henslowia* и *Hylomyza* паразитируют на стеблях растений-хозяев. Отмечен случай паразитизма *Arceuthobium campylopodum* на корнях *Pinus* (Kuijt, 1969).

Было установлено, что в распространении семян *Mitrastemon* и *Pilostyles* участвуют птицы, питающиеся пульпой из плодов этих растений (Ule, 1915; Watanabe, 1933, 1934). Та же пульпа могла предохранить семена от излишнего высыхания в воздушной среде. Способность *Rhinanthus* и *Melampyrum* внедрять гаустории как в ткани корней, так и в ткани корневищ растений-хозяев — еще одно подтверждение высказанным выше соображениям.

Таким образом, хотя нам не ясен пока действительный путь эволюционного происхождения стеблевого паразитизма, все же ясны некоторые основные причины и механизмы, способствовавшие его возникновению.

Несомненно, что истоки паразитизма *Cassytha* (*Lauraceae*) и *Cuscuta* (*Cuscutaceae*), представляющих вторую форму ксенопаразитных *Angiospermae*, следует искать в лианных формах растений (Kuijt, 1969). Напомним, однако, что лианные формы жизни весьма разнообразны. Среди них мы находим вьющиеся растения (хмель, фасоль и др.), а также (что очень важно!) несколько типов лазающих растений, различающихся по особенностям прикрепления к субстрату и морфогенетическому происхождению органов такого прикрепления. Так, виноград прикрепляется к субстрату усиками, преобразованными из сложного листа; настурция — черешками листьев; горох — усиками, являющимися видоизменением конечной части сложного листа, и т. д.

Во влажных лесах о. Кунашир (Курильские острова) встречаются некоторые лианные лазающие формы герани, прикрепляющиеся к коре деревьев посредством многочисленных адвентивных корешков, часто расположенных по всей длине стебля. Представляется, что паразитические формы *Cassytha* и *Cuscuta* развились именно из таких лазающих лианных форм с развитым аппаратом адвентивного корнеобразования.

С первого взгляда можно представить гаустории *Cuscuta* как образования de novo. Однако тщательное изучение онтогенетического происхождения гаусторий *Cuscuta* показывает, что они являются эволюционно преобразованными корнями. Происхождение зачатка гаустория из перицикла (Мещеряков, 1954) самым очевидным образом свидетельствует о справедливости этой точки зрения. Начальные стадии развития *Cassytha* наглядно демонстрируют переходный этап от лианного к паразитному образу жизни, ибо в этот период жизни проростки *Cassytha* почти ничем не отличаются от автотрофных лиан (Mirande, 1905). Следует обратить внимание, что переход к чужеядности лианных лазающих растений с развитой адвентивной корневой системой сопровождался, по-видимому, крайне частыми, если не постоянными явлениями проникновения апексов корней лиан в ткани растения-хозяина.

Весьма вероятно, что переход к чужеядности и в любой другой группе покрытосеменных должен был происходить также посредством очень частых морфогенетических контактов (корневых врастаний); это могло быть подхвачено и закреплено естественным отбором. По-видимому, только в условиях достаточно частых морфогенетических контактов можно предполагать высокую частоту мутаций, идущих в нужном направлении.

Маловероятно, что переход к чужеядности мог развиться на основе одного или небольшого числа мутационных явлений, ибо такой переход представляет собой сложную цепь взаимосвязанных физиологических и морфогенетических процессов.

Некоторые особенности происхождения паразитизма в типе аллелопаразитов в процессе эволюции микоризных консорциев *Angiospermae* нами были уже рассмотрены выше, при обсуждении вопроса о составе группы паразитных покрытосеменных растений. К этому можно добавить следующее. Берджес (Burges, 1936) и Харли (Harley, 1959) предполагают, что микоризные грибы развились в процессе эволюции из агрессивных паразитов путем прогрессирующего отбора нелетальных разновидностей. Этот вывод подтверждается как наличием переходных форм (Harley, 1959), так и различиями в жизнедеятельности некоторых изученных видов микоризных грибов. Так, Харли (Harley, 1959, стр. 194), ссылаясь на данные ряда исследователей, отмечает, что «невозможно заранее предсказать, какой характер примет сочетание той или иной расы гриба с любой данной орхидеей (симбиотический, паразитический или нейтральный). В большинстве случаев виды или расы не являются постоянно симбиотическими или односторонне паразитическими; чаще всего характер их деятельности зависит от окружающих условий и от растения-хозяина. Так, расы *Rhizoctonia solanii* (несовершенное состояние гриба *Corticus solanii*) могут быть односторонне паразитическими на одном хозяине и микоризными на другом».

Интересные соображения о происхождении микотрофии были высказаны Шталем (Stahl, 1900) в связи с обсуждением вопроса об усвоении при посредстве микориз минеральных веществ из почвы. По мнению Шталя, на почвах, богатых перегноем, происходит усиленная борьба между многочисленными микроорганизмами именно из-за минеральных веществ. Высшие растения, лишенные микориз, не могут успешно выдерживать конкуренцию с низшими растениями, вследствие этого они сильно отстают в развитии и вынуждены переходить к микотрофному питанию. В этой связи очевидно, что переход микотрофов на бедные болотистые почвы и в высокие широты — результат вторичного распространения растений, теперь уже с помощью аппарата микотрофного питания.

О том, что становление и эволюционное развитие микоризных сообществ является общим процессом и не связано с какими-либо определенными и единственными формами паразитических грибов, свидетельствует также и тот факт, что большинство видов цветковых растений может образовывать микоризы с несколькими видами грибов. В любой корневой системе можно найти не один, а несколько типов микоризы (Harley, 1959).

Таким образом, можно отметить, что аллелопаразитные покрытосеменные — результат такого уровня развития микоризных консорциев, на котором односторонний паразитизм гриба превратился во взаимный паразитизм гриба и высшего растения, что подтверждают явления фагоцитоза грибов клетками микотрофного растения (в эктоэндотрофных и эндотрофных типах микориз).

Для нас важно, однако, обсудить вопрос о происхождении таких особенностей микотрофии, которые специфически связаны с особенностями аллелопаразитизма в разных его формах. Здесь можно отметить прежде всего поразительные различия в систематическом составе подобных паразитных групп. Так, в третью форму паразитизма (форма «Pyrolaceae») мы включаем 9 семейств как однодольных (*Burmanniaceae*, *Triuridaceae* и др.), так и двудольных (*Pyrolaceae*, *Gentianaceae* и др.) растений, тогда как четвертая форма (форма «Orchidaceae») представлена лишь одним весьма обширным семейством однодольных растений — сем. *Orchidaceae*.

Несмотря на то что микотрофность не передается из поколения в поколение (не является циклической) и в каждой новой генерации спорофита высшего растения инфекция микоризного гриба должна случаться заново, между представителями третьей и четвертой форм паразитизма наблюдаются поразительно стабильные различия в топографии проникновения гиф атакующего гриба. Например, у всех представителей третьей формы, в частности у паразитных представителей семейств *Pyrolaceae* и

Gentianaceae, гриб внедряется в ткани базальной области проростка, развивающегося из корневого полюса зародыша. Пестрый состав семейств, входящих в эту форму аллелопаразитизма, и весьма значительные различия в уровнях специализации к паразитному существованию как между семействами, так и между родами одного семейства (например, в *Pyrolaceae* и *Gentianaceae*) показывают, что становление чужеядности в каждом семействе и, по-видимому, в каждом роде происходило самостоятельным путем. Как видно, здесь также обнаруживается высокая полифилетичность происхождения паразитизма.

В сем. *Orchidaceae* можно наблюдать иную картину. Гифы микоризного гриба внедряются здесь в клетки базальной (корневой) области зародыша или проэмбрио во время его прорастания. Энергетические выгоды этого способа контакта гриба и высшего растения вполне очевидны. Зародыши у представителей сем. *Pyrolaceae* (например, у *Pyrola* и *Hypopitys*) начинают прорастать в отсутствие их микоризного гриба, но затем приостанавливаются в своем развитии в ожидании появления последнего. Если в этот период ожидания, который длится иногда в течение всего вегетационного сезона, гиф микоризного гриба рядом не окажется, проросток погибает (Francke, 1934—1935; Lück, 1940, 1941). В то же время семена орхидей, прорастающие только в результате внедрения гиф микоризного гриба в ткани зародыша, имеют перед *Pyrola* и *Hypopitys* явное преимущество — по крайней мере в отношении более рационального использования своих энергетических потенций. Можно думать, что выгоды такого способа паразитирования должны быть подхвачены естественным отбором.

Возникает вопрос, монохронно или гетерохронно происхождение оригинального способа паразитизма у *Orchidaceae*. Единообразие этого способа в пределах семейства, казалось бы, говорит в пользу его монохронного для семейства в целом происхождения. Однако весьма резкие различия в степени приспособленности различных видов и родов Орхидных к паразитизму очень убедительно свидетельствуют об обратном. Можно думать, что этот способ паразитизма возник в прошлом сначала у наиболее специализированных родов типа *Epipogium* и *Corallorhiza*. Высокая специализация этих растений говорит о более длинном пройденном ими пути эволюции паразитизма в сравнении с другими, менее специализированными группами Орхидных. Однажды возникнув, оригинальный способ паразитизма легко мог быть распространен на другие виды орхидей, поскольку принципиальный путь к этому был уже известен.

Мы наметили, конечно, лишь схематично и во многом упрощенно пути эволюционного становления паразитизма *Angiospermae*. Тем не менее высказанные взгляды подкрепляются и многими другими (кроме высказанных в этой части работы) данными по эволюции и особенностям паразитизма и морфогенеза паразитных покрытосеменных растений. В пользу достоверности высказанных суждений говорит также и факт неравномерного представительства паразитных растений в разных их формах. Малколм (Malcolm, 1966b) проанализировал это положение в отношении ксенопаразитов и пришел к удивительно простому объяснению. Корни растут запутанно в почве, отмечает он, часто прикасаясь друг к другу. Напротив, воздушный контакт более затруднен и нарушается влиянием среды, например ветра. Сказанного достаточно, чтобы объяснить различия между относительным обилием корневых паразитов и относительной скудностью паразитных форм типа Ремнецветниковых.

Можно добавить, что оригинальность способа паразитизма у Орхидных хорошо объясняет, почему в этой форме аллелопаразитных *Angiospermae* находится лишь это семейство, тогда как вторая форма аллелопаразитизма представлена почти десятью семействами из разных разделов системы покрытосеменных.

Глава II

ЭВОЛЮЦИОННЫЕ ПРЕОБРАЗОВАНИЯ ЗАРОДЫШЕЙ КСЕНОПАРАЗИТНЫХ ЦВЕТКОВЫХ РАСТЕНИЙ

В ботанической литературе распространено представление о том, что вегетативные структуры покрытосеменных растений могут быть весьма значительно изменены под влиянием паразитизма, в то время как генеративные органы или зародышевые структуры характеризуются высокой степенью консервативности (Schmid, 1917; Jyengar, 1947; Wardlaw, 1955; Tiagi, 1956; Тиаги, 1962, и др.). Вардлоу (Wardlaw, 1955, стр. 278), например, утверждал, имея в виду паразитизм, что «хотя вегетативное развитие может быть сильно изменено неправильным способом питания, морфология цветка характеризуется определенным постоянством». По мнению Шмида (Schmid, 1917, стр. 636), «общие результаты исследования говорят против предположения, что изменения в генеративных органах обязаны паразитному или сапрофитному образу жизни».

Однако многие исследователи считают, что изменения, наблюдающиеся в строении эмбриональных структур паразитных покрытосеменных, так или иначе связаны с паразитным (или сапрофитным) образом жизни (Velenovsky, 1907; Henderson, 1919; Boeshore, 1920; Oehler, 1927; Schnarf, 1927; Goebel, 1932; Salisbury, 1942; Маркова, 1957; Schmucker, 1959a, 1969b; Грушвицкий, 1961, и др.). Следует отметить, что почти все эти исследователи признают существование эволюционных корреляций между паразитизмом и изменением зародышевых структур с большими оговорками. Это вполне понятно, так как до настоящего времени не было получено достаточно ясных фактов, подтверждающих вполне определенно влияние паразитизма на эволюцию зародышей и генеративных (половых) структур покрытосеменных растений.

Магешвари (1954) отмечал, что хотя упрощенные зародыши типичны для представителей таких паразитных и сапрофитных семейств, как *Balanophoraceae*, *Gentianaceae*, *Pyrolaceae*, *Rafflesiaceae*, *Orobanchaceae*, *Burmanniaceae* и *Orchidaceae*, все же упрощенные зародыши без дифференцировки на корешок, перышко и семядоли описаны также и у *Ranunculus ficaria*, *Corydalis cava* и некоторых других растений, не характеризующихся паразитным или сапрофитным образом жизни. Отсюда взаимосвязь редукции зародышевых структур с паразитизмом или сапрофитизмом не является, согласно Магешвари, сколько-нибудь очевидной.

Известно несколько попыток выявления общих взаимосвязей между эволюцией эмбриональных структур и паразитным или сапрофитным образом жизни. Но большинство подобных попыток вылилось в форму самых общих предположений, не подкрепленных конкретными примерами.

Хаберландт (Haberlandt, 1877) сделал предположение, что редукция эндосперма и зародыша в семенах паразитных и сапрофитных *Angiosper-*

тае связана с тем, что снабжение этих семян резервными веществами является излишним, поскольку растение-хозяин или гумус почвы берут на себя эту заботу. Веленовский (Velenovsky, 1907) также высказался за существование взаимосвязи между редукцией зародышей в семенах *Pyrolaceae* и адаптацией этих растений к сапрофитным условиям существования. Шнарф (Schnarf, 1927) считал, что можно установить некоторую связь между недифференцированными зародышами и экологическими условиями. Недифференцированные и в большом количестве зародыши, писал он, мы находим прежде всего у растений из семейств *Orchidaceae*, *Burmanniaceae*, *Balanophoraceae*, *Rafflesiaceae*, *Orobanchaceae* и т. д. Речь идет о растениях со специализированным образом жизни, прежде всего о паразитах и сапрофитах, у которых, по мнению Шнарфа, только небольшой процент семян находит условия для дальнейшего развития.

Предпринимались и попытки установления корреляций между образом жизни и эволюционными структурными преобразованиями в конкретных группах покрытосеменных. Так, Хендерсон (Henderson, 1919) утверждала, что морфологический редукционный ряд в комплексе *Ericaceae*—*Pyrolaceae* коррелирует с возрастающей интенсивностью заражения корневых систем этих растений микоризными грибами и развитием плотного наружного чехла из тканей гриба. Она отмечала при этом, что у представителей названного ряда падает степень развития зародыша в зрелом семени.

Была высказана также мысль о том, что, поскольку контакт проростка сапрофитных цветковых с их микоризным грибом случаен, возникает потребность в производстве многих семян, чтобы обеспечить достаточную вероятность такой встречи гриба и семени. Большие же количества семян могут быть образованы только посредством экономии материала на развитие каждого отдельного семени. В то же время мелкость семян целесообразна при малых объемах запасных веществ в семенах (Salisbury, 1942).

Шмуккер (Schmucker, 1959a, стр. 423) отметил, однако, что «мелкость семян и слабое развитие эндосперма еще не могут вполне обусловить мелкость и нерасчлененность зародыша. . .». В более тесной связи с формой и размерами зародышей стоит, по мнению Шмуккера, микотрофность прорастания, так как в действительности развитие ранних стадий проростка без гриба у *Orchidaceae*, *Pyrolaceae* дальше не происходит.

Куит (Kuijt, 1969) посвятил главу в своей обширной монографии обсуждению вопроса о влиянии паразитизма на структурную эволюцию. Он предполагает, что некоторые особенности прорастания семян паразитных цветковых (такие, например, как хемостимуляция) ответственны за увеличение числа семян этих растений и, как следствие, за редукцию зародышей и уменьшение размеров семени и цветка в целом. Эти предположения, однако, не подтверждены сколько-нибудь убедительными фактическими данными. Отчетливых корреляций между строением зародышей и способами развития проростков обнаружено не было и, как нам представляется, не могло быть получено, поскольку Куит не проанализировал разные формы редукции и не связал их с теми или иными особенностями паразитизма. Куит считал, что нет достаточных данных для объяснения редукции зародышей и семян у представителей разных групп паразитных цветковых.

Приведенные выше соображения Шнарфа, Салисбари и Шмуккера явились хорошей основой для разработки развиваемых нами представлений о факторах структурной редукции паразитных цветковых.

ОПРЕДЕЛЕНИЯ НЕКОТОРЫХ МОРФОЛОГИЧЕСКИХ ПОНЯТИЙ, СТРУКТУР И ПРОЦЕССОВ

При обсуждении закономерностей структурной эволюции зародышей паразитных покрытосеменных растений возникает необходимость уяснить прежде всего, что такое зародыш в морфогенетическом смысле. Дело в том,

что у многих высокоспециализированных паразитных растений зародыш в зрелом семени состоит всего из нескольких морфологически не различающихся между собой клеток и образование основных органов спорофита протекает уже вне семени, в послесеменном периоде.

Морфологи для определения зародыша прибегают почти всегда к помощи биологических критериев. Зародыш покрытосеменных растений часто определяют как внутрисеменную стадию развития молодого спорофита. Так, В. А. Поддубная-Арнольди (1964б, стр. 8) считает, что эмбриогенез охватывает «период с момента возникновения зиготы до прорастания семени». Подобные определения зародыша хотя и представляются на первый взгляд морфогенетическими, в действительности базируются на биолого-физиологических критериях (оплодотворение—прорастание).

Однако определение зародыша только как внутрисеменной стадии развития спорофита будет, очевидно, недостаточным, поскольку, как мы уже это отметили, в случае высокоспециализированных паразитных форм внутрисеменной этап развития спорофита может быть сведен к минимуму: у *Monotropa*, *Hypopitys*, *Allotropa* и *Epipogium* зародыш в зрелом семени состоит всего из 2—9 клеток. Процессы образования основных органов спорофита (апекса стебля, апекса корня) отнесены здесь на послесеменной период. Именно этим обстоятельством обусловлено появление в литературе по морфогенезу паразитных цветковых растений таких новых морфологических терминов для обозначения внесеменной стадии эмбрионального развития, как «прокауломы» *Pyrolaceae* (Velenovsky, 1892, 1907), «протокормы» *Orchidaceae* (Bernard, 1909; Burgeff, 1932, 1936, и др.), «ризоматоиды» *Hydnoraceae* (Harms, 1935), «трубкообразные проростки» *Orobanchaceae* (Kadry, Tewfic, 1956a, 1956b), «эндофитная система» *Loranthaceae* и *Rafflesiaceae* (Kuijt, 1960, 1969; Cohen, 1963) и т. д.

Очевидно, необходимо выработать собственно морфогенетические критерии зародыша покрытосеменных растений. В жизненном цикле покрытосеменных растений можно, по-видимому, выделить три основных морфогенетических процесса, различающихся по биологическому смыслу: 1) образование структур, необходимых для осуществления процесса вегетации; 2) метамеризация вегетирующих органов, обеспечивающая должный уровень (объем) метаболических процессов; 3) образование репродуктивных (половых) структур, обеспечивающих воспроизведение.

В соответствии с этими основными морфогенетическими задачами, решаемыми последовательно, мы можем назвать три основные стадии морфогенетического развития спорофита покрытосеменных: зародыш, вегетирующую сому растения (соматическую стадию) и стадию развития и функционирования структур, обеспечивающих половое воспроизведение (генеративную стадию). Таким образом, молодой спорофит от яйцеклетки (зиготы) до сформирования основных, обеспечивающих вегетацию, органов (эпикотиль, радикула, семядоля и гипокотиль) мы будем называть зародышем (в морфогенетическом смысле) независимо от того, протекает ли этот период морфогенеза всецело внутри семени или заканчивается в послесеменном периоде развития.

В морфологической эволюции (мы будем называть так, упрощенно, морфологические аспекты процесса эволюции) паразитных покрытосеменных мы выделяем четыре основных типа морфогенетических преобразований: редукцию, амплификацию, оккупацию и субституцию. Наиболее ясное и яркое выражение структурная эволюция зародышей получает в явлениях редукции. Процесс эволюционной редукции может быть определен как «структурное или функциональное развитие, менее совершенное, чем таковое предков» (Kenneth, 1953, стр. 395). Такое определение, однако, больше говорит о результатах процесса, чем о самом процессе редукции. Поэтому редукция как процесс может быть понята, по-видимому, как утрата в ряду поколений тех признаков и свойств, которые существовали у предков (Терёхин, 1968а).

В соответствии с основными уровнями структурной организации покрытосеменного развития можно всегда различить, по-видимому, три ступени структурной редукции: 1) цитогенную редукцию, в основе которой лежит уменьшение клеточной массы той или иной ткани вследствие уменьшения числа составляющих ее клеток; 2) гистогенную редукцию, в основе которой лежит полная элиминация тех или иных тканей данного органа и которая, следовательно, приводит к уменьшению числа и «ассортимента» тканей в органе; 3) органогенную редукцию, в основе которой лежат сложные формы гистогенной редукции, приводящие к элиминации органа в целом, и, следовательно, к упрощению организации данной коррелятивно связанной системы органов. Цитогенная редукция происходит, таким образом, на тканевом организационном уровне, а гистогенная и органогенная — на уровне органа и индивида соответственно (Терёхин, 1968а).

На первом своем уровне редукция выступает собственно как процесс уменьшения числа гомологичных структур (клеток), и в этом качестве, мы полагаем, редукция имеет в своей основе явления, подобные в сущности явлениям олигомеризации структур в понимании В. А. Догеля (1954). Редукция, по нашим наблюдениям, всегда проявляется сначала на цитогенном уровне, а затем может распространиться и на более высокие уровни организации — на систему тканей, органы или систему органов.

Под амплификацией мы понимаем процесс, противоположный по своей морфогенетической сущности процессу эволюционной редукции. Как показывает фактический материал, амплификация является процессом исключительно элементарного цитогенного уровня. Цитогенная редукция и цитогенная амплификация — основные элементарные процессы эволюционных морфогенетических преобразований, из совместного проявления которых и происходят все более значительные изменения.

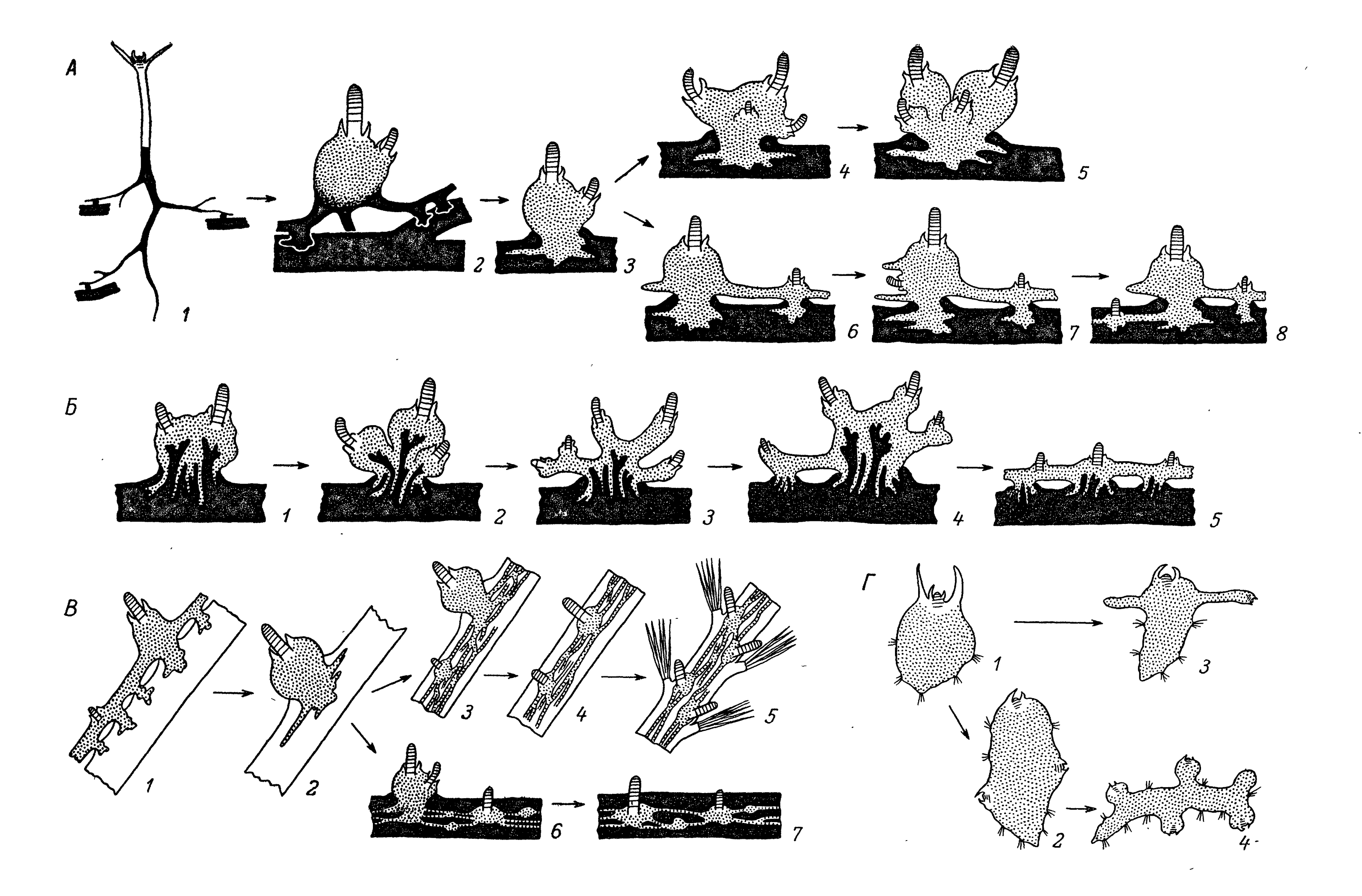
Процесс оккупации означает распространение процессов редукции или амплификации на новые сопряженные структурные элементы или более ранние стадии развития. Например, переход цитогенной редукции на новый структурный уровень редукции гистогенной происходит в результате захвата (оккупации) бóльшего ассортимента тканей того или иного органа.

Под субституцией мы понимаем эволюционное морфогенетическое замещение одной структуры другой. Процессы оккупации и субституции отражают основные результаты проявления элементарных преобразований (редукции и амплификации).

Фактический материал, имеющийся в нашем распоряжении, позволяет различать два основных направления редукции зародышей паразитных покрытосеменных: 1) общую цитогенную редукцию, охватывающую основные ткани зародышей и уменьшающую число составляющих их клеток, но не снижающую уровень гистологической дифференциации редуцирующихся структур, и 2) частную (или дифференциальную) редукцию, осуществляющуюся на всех уровнях организации многоклеточной структуры и снижающую уровень тканевой и органогенной дифференциации.

Перечисленные выше способы морфологической эволюции (редукция, амплификация, оккупация и субституция), представленные у растений как в чистом виде, так и в различных сочетаниях, по-видимому, достаточны для объяснения основных морфологических эволюционных преобразований спорофита паразитных покрытосеменных.

Для облегчения описания этих эволюционных процессов (но не потому, что указанные ниже градации действительно столь определенно отделены друг от друга), мы воспользуемся, с некоторыми добавлениями, существующими в литературе по эмбриогенезу обозначениями зародышей (Souèges, 1935a, 1935b; Яковлев, 1958; Поддубная-Арнольди, 1964б, и др.).


А
1
2
3
4
5
6
7
8
Б
1
2
3
4
5
В
1
2
3
4
5
6
7
Г
1
2
3
4

Таким образом, мы будем различать у зародышей следующие стадии.

1. Стадия раннего проэмбрио. В эту стадию мы включаем период развития от зиготы до сформирования тетрады бластомеров включительно, а также стадию квадрантов и стадию октантов.

2. Стадия позднего (глобулярного) проэмбрио. На этой стадии тело зародыша характеризуется радиальной симметрией и более или менее овальной формой. В этот период происходит дифференциация эмбриодермы (термин М. С. Яковлева более точный, чем ранее принятые обозначения «дерматоген» или «протодерма»), гипофиза, периблемы и плеромы. Происходит также наращивание клеточной массы в каждой из основных тканей зародыша. Мы будем различать два состояния стадии глобулярного проэмбрио: малоклеточное и многоклеточное.

В некоторых случаях (в частности, в родах *Striga* и *Gistanche*) в зрелых семенах были обнаружены зародыши овальной или грушевидной формы, но с отчетливой типичной дифференциацией радикулы на проваскулярный тяж, кору, инициальную зону и корневой чехлик. Мы будем обозначать такие зародыши как «стадию предсердечка». Затем следуют специфические стадии: «сердечка» (период заложения семядолей) и «торпеды» (период формирования эпикотиля) (Reeve, 1948, и др.).

Поскольку одни состояния редуцированных зародышей представлены у изученных групп растений значительно чаще других, можно предполагать, что существуют эволюционно менее устойчивые и более устойчивые состояния зародышей.

Характерной чертой внесеменной стадии эмбриогенеза высокоспециализированных паразитных растений является их униполярное развитие. Мы предложили для этой стадии развития зародыша термин «протосома», имея в виду при этом, что эти образования (или стадия онтогенеза) представляют собой специализированное свободно живущее тело (сому), неспособное без изменения организации к половой репродукции (Терёхин, Никитичева, 1968). Термин «протосома» не призван заменить названия тех же структур в конкретных группах паразитных растений (например, термины «прокаулом», «протокорм» и т. п.); этот термин является родовым, общим названием для внесеменной стадии эмбриогенеза всех высокоспециализированных паразитных цветковых растений.

Основная биологическая функция протосомы — поиск и освоение питающего субстрата (растения-хозяина при ксенопаразитизме или партнера по паразитному симбиозу при аллелопаразитизме). Однако наряду с этим на стадии протосомы часто решается и задача вегетативного размножения посредством почкования (некоторые из Орхидных, Заразиховых, Баланофоровых и т. д.) или ветвления тела протосомы (у вертляниц, паразитных

Рис. 1. Эволюция форм протосом у некоторых представителей паразитных покрытосеменных.

А — в семействах *Scrophulariaceae* и *Orobanchaceae*: *1* — биполярный проросток *Euphrasia*; *2* — становление *B*-протосомы в биполярном постэмбриональном развитии *Lathraea*; *3* — *B*-протосома с несколькими генеративными побегами у *Orobanche epithymum*; *4* — слабое почкование *B*-протосомы у *Conopholis* и *Epiphagus*; *5* — сильное почкование *B*-протосомы у *Cistanche*; *6* — *C*-протосома с экстраматрикальными органами вегетативного размножения у *Orobanche* spp. и *Aeginetia*; *7* — *C*-протосома с дополнительными генеративными побегами между экстраматрикальными органами вегетативного размножения у *Orobanche ramosa* и *O. hederae* (первая форма); *8* — *C*-протосома с экстра- и интраматрикальными органами вегетативного размножения у *O. minor*., *O. rapum*., *O. hederae* (вторая форма). *Б* — в сем. *Balanophoraceae*: *1* — полиэмбриония *B*-протосомы у *Lathrophytum*, *Lophophytum*, *Ombrophytum*, *Sarcophyte*; *2* — почкование *B*-протосомы у *Balanophora*; *3* — дальнейшее развитие системы почкования у *B. elongata*; *4* — *C*-протосома с экстраматрикальными органами вегетативного размножения у *Langsdorffia*; *5* — редукция *B*-протосомы у *Helosis* и *Thonningia*. *В* — в семействах *Loranthaceae—Rafflesiaceae*: *1* — превращение адвентивных воздушных корней в экстраматрикальные органы вегетативного размножения у *Loranthus* spp. и *Orictanthus*; *2* — *B*-протосома *Viscum articulatum*; *3* — *C*-протосома с интраматрикальными органами вегетативного размножения у *Viscum album*, *Arceuthobium oxycedri*; *4* — редукция *B*-протосом у *Viscum minimum*, *Phrygillanthus*, *Apodanthes*, *Pilostyles*; *5* — изофазное интраматрикальное развитие у *Arceuthobium minutissimum*; *6* — *C*-протосома у *Cytinus*, *Nuytsia* (?) и *Caiadendron* (?) (*Atkinsonia*); *7* — *C*-протосома у *Rafflesia* и *Brugmansia*. *Г* — сем. *Orchidaceae*: *1* — *B*-протосома *Bletilla*; *2* — полиэмбриония *B*-протосомы *Calanthe*; *3* — *B*-протосома с органами вегетативного размножения у *Neottia*; *4* — почкующаяся *B*-протосома (преобразование в *C*-протосому) у *Corallorhiza* и *Epipogium*.

ТАБЛИЦА 2

Встречаемость разных форм протосом в послесеменном развитии паразитных цветковых растений

Семейства, роды, виды	Имеющиеся формы протосом	Отсутствующие формы протосом
Santalaceae		
Santalum album	—	*A*, *B*, *C*
Scrophulariaceae		
Euphrasia, *Melampyrum*, *Tozzia*, *Striga euphrasiodes*, *Lathaea squamaria*	—	*A*, *B*, *C*
Striga orobanchoides	*A*, *B*, C^2	—
Harveya, *Hyobanche*	*A*, *B*, C^2	—
Orobanchaceae		
Cistanche, *Conopholis*, *Epiphagus*	*A*, *B*	*C*
Orobanche, *Aeginetia*, *Phelypaea*	*A*, *B*, $C^{1,2}$	—
Phacellanthus tubiflorus	*A*, C^3	*B*
Balanophoraceae		
Mistropetalon, *Balanophora*	*A*, *B*, C^1	—
Langsdorffia, *Helosis*, *Thonningia*	*A*, *B*, C^3	—
Loranthaceae		
Loranthus, *Oryctanthus*, *Viscum articulatum*	*A*, *B*	*C*
Arceuthobium occidentale	*A*, *B*, $C^{2,3}$	—
Phrygilanthus, *Viscum minimum*, *Arceuthobium minutissimum*	*A*, C^3	*B*
Rafflesiaceae		
Cytinus, *Bdallophyton*	*A*, *B*, C^3	—
Rafflesia, *Brugmansia*, *Apodanthes*, *Pilostyles*	*A*, C^3	*B*
Hydnoraceae		
Hydnora, *Prosopanche*	*A*, C^3	*B*
Lennoaceae		
Lennoa, *Ammobroma*	*A*, *B*, C^2	—
Cynomoriaceae		
Cynomorium	*A*, *B*, C^2	—
Lauraceae		
Cassytha	—	*A*, *B*, *C*
Cuscutaceae		
Cuscuta	*A*, C^3	*B*
Pyrolaceae		
Pyrola, *Orthilia*, *Chimaphilla*, *Moneses*	*A*, C^3	*B*
Burmanniaceae		
Burmannia	*A*, C^3	*B*
Thismiaceae		
Thismia	*A*, C^3	*B*
Orchidaceae		
Bletilla, *Thunia*, *Stanchopea*	*B*	*A*, *C*
Corallorhiza, *Epipogium*, *Ephippianthus*	*B*, C^3	*A*

Горечавковых, некоторых Заразиховых, Раффлезиевых, Баланофоровых и т. д.).

В связи с различием выполняемых функций можно выделять, по-видимому, три состояния протосомы: *A*-состояние, соответствующее задаче поиска питающего субстрата (растения-хозяина) и характеризующееся униполярным ростом и радиальной симметрией тела протосомы; *B*-состояние, решающее задачу освоения питающего субстрата и характеризующееся обычно каллюсообразным (диффузным) разрастанием тела протосомы, и *C*-состояние, призванное осуществлять вегетативное размножение (Терёхин, Никитичева, 1968). Целесообразно, по-видимому, различать в свою очередь три разновидности *C*-состояния протосомы: состояние C^1, при котором протосома переходит к вегетативному размножению посредством почкования; состояние C^2, при котором протосома переходит к вегетативному размножению, развивая новые, вторичные *A*-состояния, и состояние C^3, при котором протосома переходит к вегетативному размножению посредством ветвления (табл. 2).

У представителей некоторых высокоспециализированных паразитных видов могут сочетаться разные способы вегетативного размножения. Так, например, состояние протосомы у *Orobanche ramosa* и *O. hederae* можно отобразить формулой $C = C^1 \pm C^2$, поскольку *C*-протосома вегетативно размножается здесь и посредством почкования, и посредством образования вторичных *A*-протосом. Основные направления эволюции состояний протосомы представлены на рис. 1. Данные табл. 2 свидетельствуют об отсутствии эволюционных корреляций между особенностями паразитного образа жизни и способом вегетативного размножения протосом паразитных растений. Следует, однако, заметить, что протосомы паразитных цветковых изучены к настоящему времени еще крайне недостаточно для того, чтобы можно было сделать какие-либо вполне определенные выводы.

ОСНОВНЫЕ ТЕНДЕНЦИИ В ФУНКЦИОНАЛЬНОЙ ЭВОЛЮЦИИ ПАРАЗИТНЫХ ПОКРЫТОСЕМЕННЫХ И КЛАССИФИКАЦИЯ ФАКТОРОВ МОРФОЛОГИЧЕСКИХ ПРЕОБРАЗОВАНИЙ

Пожалуй, наиболее общей тенденцией в эволюции паразитизма цветковых является приспособление к все более и более раннему (онтогенетически) переходу паразита к чужеядному питанию. Эта тенденция присуща, по-видимому, всем группам паразитных растений.

В эволюции паразитных покрытосеменных нельзя не отметить и такие общие черты возрастающей функциональной специализации, как переход к хемостимуляции (фотостимуляции, тигмостимуляции) прорастания семян растений-паразитов, развитие высокой специфичности к растениям-хозяевам и постепенную утрату способности к фотоавтотрофному питанию (утрата корневых волосков, редукция листьев и хлорофилла).

В некоторых группах растений-паразитов (особенно у эндопаразитных растений) развивается отчетливая зависимость процесса производства семян у паразита от подобного процесса у растения-хозяина — так называемое явление изофазного развития (Kuijt, 1960, 1969). Изменение производства семян в направлении увеличения числа семян при уменьшении энергетических затрат на развитие каждого отдельного семени — одна из наиболее общих функциональных тенденций паразитных покрытосеменных.

Анализируя факторы (причины), влияющие на морфологическую эволюцию зародышей паразитных покрытосеменных, мы пришли к убеждению, что разные комплексы факторов оказывают различное влияние на структурную эволюцию растений-паразитов. Нам представляется, что можно различать факторы-инициаторы структурных преобразований, факторы-условия, обеспечивающие возможность этих преобразований, факторы-

регуляторы этих преобразований и факторы-ограничители, определяющие глубину происходящих изменений. К числу факторов-инициаторов мы относим такие явления, которые вызывают действие естественного отбора в каком-то определенном направлении. Эти факторы близки по своей сущности к явлениям «пускового механизма» в понимании Н. В. Тимофеева-Ресовского, Н. Н. Воронцова и В. А. Яблокова (1969).

Возможно, что основным фактором-инициатором происходящих изменений у растений-паразитов является возрастание специфичности по отношению к пищевому субстрату, неизбежное при переходе к чужеядности (Догель, 1962). Еще Салисбари (Salisbury, 1942) отмечал, что уже сам переход автотрофного растения к чужеядному питанию сопровождается более или менее резким увеличением дискретности в размещении пищевого субстрата (растений-хозяев). Это «плата» за выгоды паразитного существования. Степень этой дискретности может изменяться в весьма широких пределах (Beck-Managetta, 1890; Бейлин, 1947а, 1968; Новопокровский, Цвелев, 1958; Srinivasan, Subramanian, 1960; Терёхин, Иванова, 1965, и др.).

Таким образом, явление повышенной дискретности рождается вместе с паразитизмом и присутствует всегда как его неотъемлемое свойство.

Логично считать, исходя из имеющихся в настоящее время данных, что паразиты эволюируют главным образом в направлении установления все более тесных связей с хозяином (Malcolm, 1966b; Михайлов, 1967, и др.). Вместе с тем есть основания предполагать и наличие у растений-паразитов деспециализации, в частности, при освоении новых растений-хозяев, например вследствие становления иммунных рас у растения-хозяина (Бейлин, 1947а; Рубин, 1947). Расообразование — один из наиболее слабо изученных, но, вероятно, действенных механизмов влияния на морфологическую эволюцию высокоспециализированных паразитных цветковых растений.

Можно думать, что возрастание специфичности в эволюции паразитов в отношении растений-хозяев неизменно сопровождается процессом выделения новых физиологических рас и что этот процесс является общим для всех высокоспециализированных паразитных групп как из растительного, так и из животного мира.

Мы более подробно изучили некоторые аспекты эволюции специфичности паразитов к растениям-хозяевам на примере кавказских заразих (Терёхин, Иванова, 1965). Виды-полифаги или широкие олигофаги с активно действующими механизмами деспециализации следует рассматривать в качестве исходных очагов для развития группы родственных видов растений (узких олигофагов). Виды-полифаги обладают, по-видимому, наиболее лабильной и вследствие этого наиболее агрессивной морфофизиологической конституцией.

Выщепление из полиморфного вида — полифага — мономорфного вида — монофага — можно представить себе на примере вида-монофага *Orobanche gamosepala*. Происходит захват паразитом (видом-полифагом) новой экологической ниши, т. е. нового растения-хозяина (в нашем случае *Geranium*). Группа заразих, привязанная отныне к новому хозяину (физиологическая раса), уходит вслед за ним настолько далеко от основного ареала исходного вида заразихи, что становится возможной их генетическая изоляция вследствие изоляции географической. Этот процесс наиболее легко осуществляется, очевидно, в горных условиях. Изоляция, приводящая к взаимным близкородственным скрещиваниям, имеет следствием возрастание физиологической и морфологической однородности. Таким образом возникает барьер, уже не позволяющий выщепившейся группе слиться с исходным видом даже в случае их повторной встречи. Образуется новый вид.

Следствием усиления специализации паразита к растению-хозяину является, по-видимому, возрастание резистентности хозяина, что приводит

постепенно паразитный вид к необходимости освоения новых хозяев (посредством создания новых физиологических рас) и к возникновению полифаговости и полиморфности этого вида. Затем процесс может повториться.

Элементы подобной схемы приводит и И. Г. Бейлин (1947а, 1947б, 1950а, 1950б). В одной из работ И. Г. Бейлин (1950а) указывает, что *Orobanche schweinfurtii* происходит от *O. ramosa*, изменившейся под влиянием длительного паразитирования на одном и том же растении-хозяине. Таким образом, физиологические расы являются одним из наиболее зримых проявлений деспециализации.

Как отмечает Б. А. Рубин (1947, стр. 135), «специализация, с которой, как мы видели, неизбежно связано развитие паразитизма, приводит к дифференциации вида паразита на отдельные расы, приуроченные к определенным расам растения-хозяина».

На примере омелы (*Viscum album*) можно наблюдать активный процесс формирования новых физиологических рас. Хейнрихер (Heinricher, 1910) показал, что семена *Viscum*, взятые с ветвей сосны, не прорастают на ветвях ели, и наоборот. Тубефом (Tubeuf, 1923) были выделены три ясно очерченные физиологические расы паразита: Kiefermistel, Tannenmistel и Laubmistel.

Шмуккер (Schmucker, 1959b) приводит данные о расовых различиях у *Cytinus* (*Rafflesiaceae*). Нарайана (Narayana, 1956) считает возможным разделять по степени предпочтения растения-хозяина таких «всеядных» паразитов, как *Cuscuta hyalina* и *C. reflexa*.

Физиологическая деспециализация (образование новых физиологических рас у паразитных видов) — это, по-видимому, наиболее лабильный и удобный механизм, дающий возможность паразитному виду уходить от угрожающего его существованию процесса нарастания иммунности у растения-хозяина. Знаменательно, что физиологические расы известны не только среди паразитных грибов (Рубин, 1947, и др.), не только среди паразитных покрытосеменных (Бейлин, 1974а, 1968, и др.), но и среди большинства, если не всех паразитных групп животного мира (Михайлов, 1967, и др.).

Интересно проследить в связи с этим тенденции в эволюции специфичности, сравнивая «круги» растений-хозяев. Хотя сведений здесь не очень много, некоторые закономерности уже достаточно очевидны.

Например, в относительно слабо специализированных группах паразитных Норичниковых можно вначале обнаружить некоторую тенденцию к сужению круга хозяев (*Odontites*, *Euphrasia*, *Rhinanthus*, *Melampyrum*, *Pedicularis*, *Orthantha*, *Bartsia*, *Tozzia*). Эта тенденция заметна даже в пределах одного рода *Striga*. При переходе к высокоспециализированным паразитным Норичниковым (*Lathraea*, *Harveya*, *Hyobanche*, *Striga orobanchoides*) эта отчетливая вначале тенденция обнаруживает странные скачки. Скачкообразную картину специфичности можно обнаружить и среди других групп паразитов. Так, среди представителей сем. *Orobanchaceae* наиболее специализированный по многим признакам вид *Aeginetia indica* обнаруживает значительно более широкий круг растений-хозяев, нежели многие виды из других, менее специализированных родов Заразиховых (Juliano, 1935).

Любопытно отметить, что и многие паразитные виды из таких высокоспециализированных паразитных семейств, как *Balanophoraceae*, *Lennoaceae*, *Cynomoriaceae*, *Hydnoraceae*, *Rafflesiaceae*, *Cuscutaceae* и других, также обнаруживают скачкообразную специфичность. Подтверждением описанных выше явлений могут служить и данные об изменчивости широты ареалов высокоспециализированных паразитных растений (Beck-Managetta, 1890; Marloth, 1932; Harms, 1935; Juliano, 1935; Бейлин, 1947а; Tiagi, 1951a, 1951b, 1952a, 1952b; Schmucker, 1959b; Malcolm, 1966a).

Наличие деспециализирующих механизмов объясняет нам, почему уровень специфичности колеблется около оптимального уровня и не достигает

крайних значений. Сведения о видах-монофагах, паразитирующих лишь на одном виде растений-хозяев, в настоящее время следует подвергать основательной проверке. Куит (Kuijt, 1969) отметил, что некоторые виды *Cuscuta*, ранее считавшиеся монофагами (например, *C. epilinum*), в действительности ведут себя как узкие олигофаги.

Некоторые виды *Orobanche*, указанные во флоре СССР (Новопокровский, Цвелев, 1958) как виды-монофаги, в действительности являются хорошо очерченными расами. На определенный, сравнительно невысокий уровень специфичности к хозяевам даже у представителей наиболее высокоспециализированных семейств указывал Шмуккер (Schmucker, 1959b).

Возрастание специфичности и дискретности в распределении пищевого субстрата сопровождается у паразитного вида снижением вероятности встречи его семян с подходящим пищевым субстратом (растением-хозяином). Однако у паразитных растений имеется механизм, компенсирующий снижение вероятности встречи паразита и растения-хозяина. Этот механизм состоит в увеличении числа семян, производимых паразитным растением. Увеличение семенного производства — это общий признак всех высокоспециализированных паразитных покрытосеменных. Важно отметить при этом, что увеличение числа семян происходит на «старом» биоэнергетическом уровне (на основе прежних габитуальных параметров). Отсюда следует, что увеличение производства семян необходимо должно сопровождаться уменьшением каждого отдельного семени. Степень этой редукции поистине удивительна. Зрелые семена у многих высокоспециализированных паразитных растений содержат зародыши, состоящие всего из 2—5 (*Hypopitys monotropa*, *Monotropa uniflora*, *Allotropa virgata*), 8—12 (*Balanophora polyandra*) или 9 (*Epipogium aphyllum*) клеток.

Описанная выше последовательная совокупность взаимосвязанных явлений (снижение вероятности встречи проростка паразита с подходящим питающим субстратом и необходимость компенсации этого явления для поддержания необходимого уровня численности особей) и является, по-видимому, фактором-инициатором («пусковым механизмом») морфогенетических преобразований зародыша и некоторых других структур паразитных покрытосеменных.

С помощью одних только факторов-инициаторов мы не в состоянии объяснить направление происходящих изменений, в частности форму редукции, и уровень этих изменений. Форма и направление эволюционных преобразований зародышей (и не только зародышей) зависят от особенностей перехода паразитных растений к чужеядности, т. е. от тех особенностей, на которых основано принятое нами разделение ксенопаразитных и аллелопаразитных растений на виды чужеядности (формы паразитизма). Поэтому мы сочли целесообразным рассматривать эволюцию зародышей в рамках каждой из четырех форм паразитизма.

По-видимому, историческое время действия естественного отбора в каком-то определенном направлении и функциональные возможности эволюционирующих структур являются факторами, определяющими верхний предел происходящих преобразований.

Нами принята следующая схема изучения эволюции зародышей паразитных покрытосеменных растений: строение зародышей в зрелых семенах с разной степенью экологической и функциональной специализации; послесеменное развитие зародышей у высокоспециализированных растений-паразитов с разными формами (способами) чужеядности; эмбриогенез у паразитных растений, строение зародышей которых изменено в разной степени, но в одном направлении.

ЭВОЛЮЦИОННЫЕ ПРЕОБРАЗОВАНИЯ ЗАРОДЫШЕЙ У РАСТЕНИЙ С ПЕРВОЙ ФОРМОЙ ПАРАЗИТИЗМА (ФОРМА «ORBANCHACEAE»)

В этом разделе главы различные стороны эволюции зародышей рассматриваются сопряженно с эволюцией паразитизма у представителей как группы эктопаразитов из семейств *Scrophulariaceae*, *Orobanchaceae*, *Balanophoraceae*, *Cynomoriaceae*, *Lennoaceae*, *Hydnoraceae*, *Krameriaceae*, *Santalaceae*, *Olacaceae*, *Opiliaceae*, так и группы эндопаразитов из семейств *Loranthaceae*, *Misodendraceae*, *Rafflesiaceae*.

Следует отметить, что разделение на группы экто- и эндопаразитов является в значительной степени условным, так как сколь-нибудь отчетливой границы между двумя группами не наблюдается. Например, в сем. *Loranthaceae* среди преобладающих эндопаразитов известны отдельные виды и даже роды эктопаразитов. Среди эктопаразитных *Orobanchaceae* есть виды, переходные к эндопаразитным растениям (*Orobanche minor*, *Mannagettaea ircutensis*).

Наиболее полные сведения имеются для семейств *Scrophulariaceae*, *Orobanchaceae*, *Balanophoraceae*, *Loranthaceae*, *Rafflesiaceae*.

ЗАРОДЫШИ В ЗРЕЛЫХ СЕМЕНАХ

В силу своего критического состояния (переходный этап от внутрисеменного развития к внесеменному существованию) строение зародышей в зрелых семенах паразитных покрытосеменных наиболее полно и точно раскрывает основные тенденции в эволюции спорофита. Эволюция зародышей анализируется нами сопряженно с функциональной эволюцией растений-паразитов.

Группа эктопаразитов. Для представителей группы характерно паразитирование посредством гаусториев на корнях цветковых растений. Развитие паразита происходит экстраматрикально, и в ткани растения-хозяина проникают только гаусториальные структуры.

Сем. **Scrophulariaceae.** Изучение паразитных представителей этого семейства является ключом для понимания многих важнейших сторон эволюции паразитизма покрытосеменных, поскольку именно здесь мы обнаруживаем наиболее широкий спектр функциональных и морфологических изменений, обусловленных паразитным образом жизни. В сем. Норичниковых можно наблюдать все три основных этапа в эволюции паразитизма: 1) факультативно-паразитные виды; 2) зеленые, с развитым листовым аппаратом, облигатно-паразитные виды; 3) бесхлорофилльные, с редуцированными листьями и корневой системой, облигатно-паразитные растения (рис. 2).

Два последних этапа включают группы видов, также различающихся по степени функциональной приспособленности к паразитному образу жизни. Таким образом, можно выделить примерно семь ступеней специализации паразитных Норичниковых (рис. 2).

Представителями растений-паразитов первого этапа могут служить некоторые виды *Odontites* (*O. verna*, *O. serotina*), *Euphrasia minima* (Heinricher, 1910, 1917; Govier, Harper, 1965), *Orthocarpus faucibarbatus* (Thurman, 1965, по: Kuijt, 1969), *Melampyrum lineare* (Curtis, Cantlon, 1965), *Rhinanthus minor* (Hambler, 1958) и некоторые виды *Castilleja* (Heckard, 1962). Эти факультативные паразиты, как установлено экспериментально, способны завершать свой жизненный цикл в отсутствие своих растений-хозяев. Для подобных растений характерно более или менее обильное развитие на корнях корневых волосков.

Второй этап функциональной специализации представлен видами растений, для завершения развития которых помощь растения-хозяина не только желательна, но и необходима. Это первая стадия облигатного парази-

тизма. Сюда относятся некоторые виды *Euphrasia* (*E. occidentalis*, *E. pseudokerneri*, *E. anglica*), *Melampyrum* (*M. nemorosum*, *M. arvense*, *M. sylvaticum*), а также *Striga euphrasioides*, *Castilleja franciscana*, *Pedicularis canadensis*, *Bartsia alpina* (Heinricher, 1894, 1910, 1917; Boeshore, 1920; Kumar, Solomon, 1940; Srinivasan, 1956; Бейлин, 1948а; Schmucker, 1959b; Hartel, 1959; Yeo, 1961; Heckard, 1962).

На следующей ступени специализации находятся многие виды из родов *Rhinanthus* (*R. major*), *Pedicularis* (*P. sibthorpii*), *Gerardia* (*C. purpurea*, *G. pedicularis*), *Castilleja* (*C. affinis*), *Rhynchocorys* (*R. orientalis*) и др. (табл. II, *1*). В отличие от менее специализированных видов-паразитов, эти растения уже не способны, как правило, к образованию корневых волосков (Heinricher, 1910, 1917; Костычев, Цветкова, 1920; Boeshore, 1920; Hartel, 1959; Heckard, 1961; Piehl, 1963).

Для всех описанных групп растений, помимо упомянутых особенностей, характерен довольно поздний (онтогенетически) переход к чужеядному питанию (посредством гаусторий, образующихся на корнях 2-го и 3-го порядков), развитие корневой системы автотрофного типа (положительный геотропизм главного корня и нейтральный или положительный у боковых корней), относительно слабые различия в темпах активности радикулы и эпикотиля при прорастании. Об относительно слабой специализации этих растений свидетельствует, помимо прочего, также и чрезвычайно широкий круг растений-хозяев и отсутствие выраженных физиологических рас. Им присущи частые случаи автопаразитизма, способность каждого отдельного растения к одновременной чужеядности на корнях растений из разных систематических групп. Характерно для них и отсутствие стимуляции прорастания корневыми выделениями растений-хозяев.

Castilleja coccinea среди других видов растений выделяется тем, что эпикотиль зародыша не развивается при прорастании здесь до тех пор, пока паразит не войдет в соприкосновение с корнями растения-хозяина (Malcolm, 1966а).

Четвертый этап специализации представлен *Tozzia alpina* (табл. II, *2*), некоторыми видами *Striga* (*S. elegans*, *S. hermonthica*, *S. lutea*) и, возможно, некоторыми видами *Gerardia* (*G. aphylla*). Сюда относятся и такие практически бесхлорофилльные виды, как *Lathraea* (*L. squamaria*, *L. clandestina* и др.). У этих растений весьма обычно длительное подземное развитие (*Tozzia*, *Lathraea*), более или менее значительная редукция листового аппарата, химическая стимуляция прорастания выделениями из корней растений-хозяев (Heinricher, 1894, 1910, 1917, 1931; Boeshore, 1920; Marloth, 1932; Brown, 1946; Vallance, 1952; Schmucker, 1959b; Härtel, 1959; Sunderland, 1960).

Кроме того, для некоторых из этих растений специфичен онтогенетически более ранний (в сравнении с предыдущими группами растений) переход к чужеядности и резкие различия в темпах морфогенетической активности эпикотиля и радикулы при прорастании.

Следующая ступень специализации представлена *Striga orobanchoides* (Tiagi, 1956; Schmucker, 1959b, и др.). *S. orobanchoides* отличается от *Lathraea* еще более ранним (онтогенетически) переходом к чужеядности (посредством преобразованной в гаусторий радикулы) и полным подавлением морфогенетической активности эпикотиля.

Виды *Harveya* и *Hyobanche* — наиболее специализированные представители сем. *Scrophulariaceae*. Как можно судить по степени дифференциации зародыша в зрелом семени и запасам эндосперма, проростки *Harveya* и *Hyobanche* переходят к чужеядности онтогенетически еще раньше, чем проростки *Striga orobanchoides*. Для всех этих растений (включая *S. orobanchoides*) характерен, вероятно, облигатный хемотропизм зародыша, униполярное развитие молодого проростка из базального полюса зародыша и отсутствие собственного аппарата фотосинтеза.

Способ питания		Verbascum	Odontites verna	Pedicularis, Bartsia	Rhynchocorys orientalis	Lathraea squamaria	Striga orobanchoides		Harveya, Hyobanche
							I тип	II тип	
Автотрофное питание									
Факультативный паразитизм									
Облигатный паразитизм	Хлорофиллоносная стадия эволюции облигатно-паразитных растений								
	Бесхлорофилльная стадия эволюции облигатно-паразитных растений								

Рис. 2. Эволюция зародышей паразитных Норичниковых в связи с переходом к паразитному образу жизни.

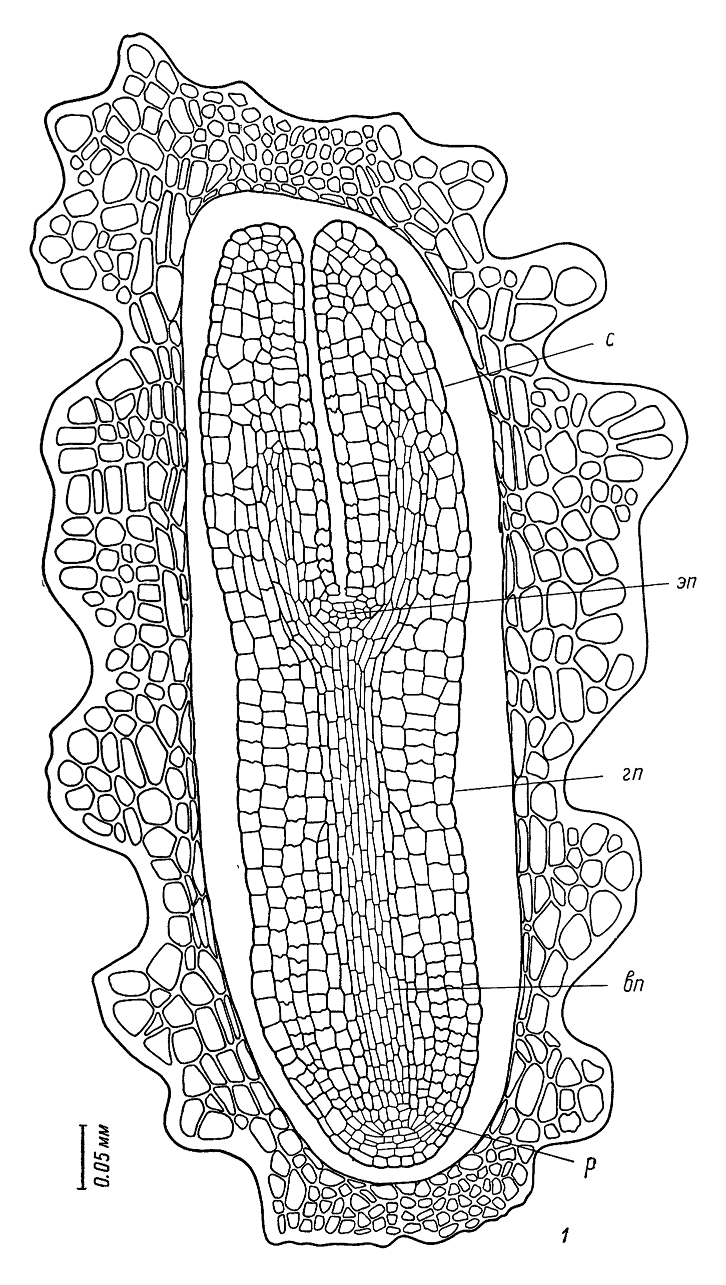


Рис. 3. Строение зародышей и эндосперма в зрелых семенах некоторых представителей сем. *Scrophulariaceae*.

1 — Verbascum thapsus;

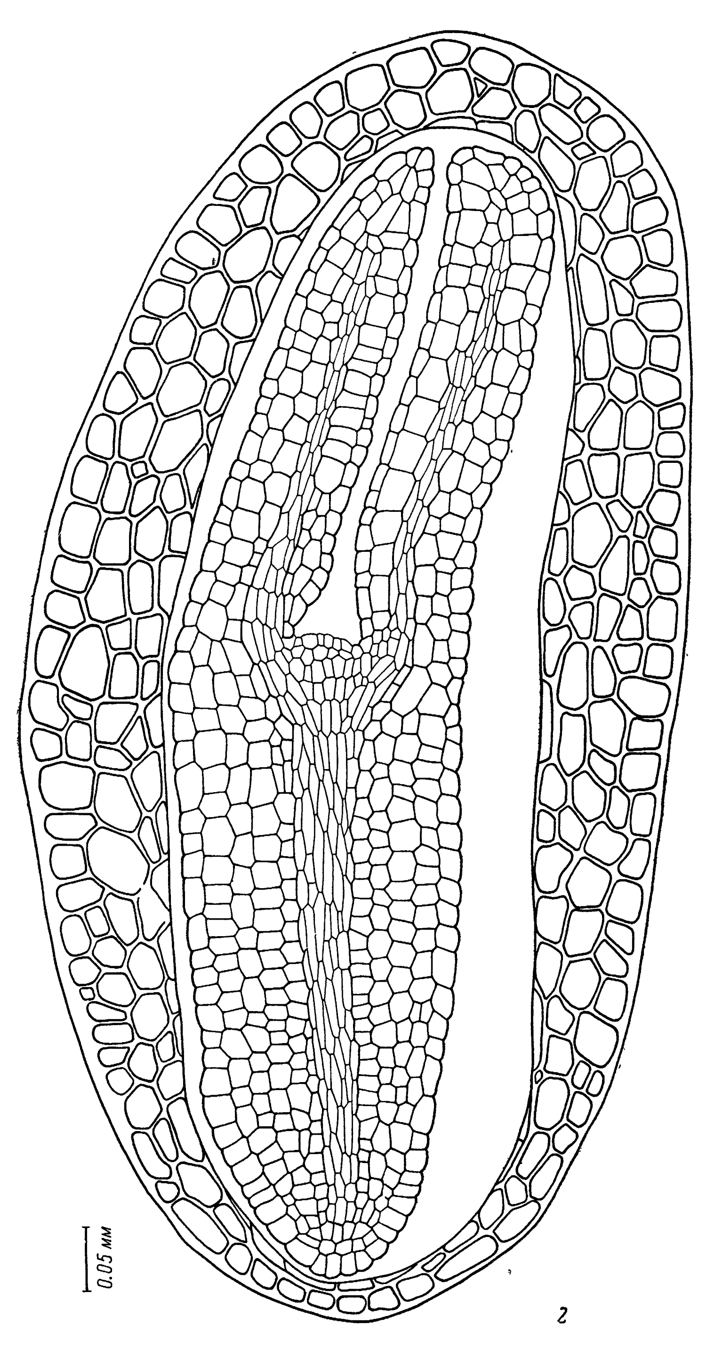


Рис. 3 (*продолжение*).

2 — Castilleja pallida;

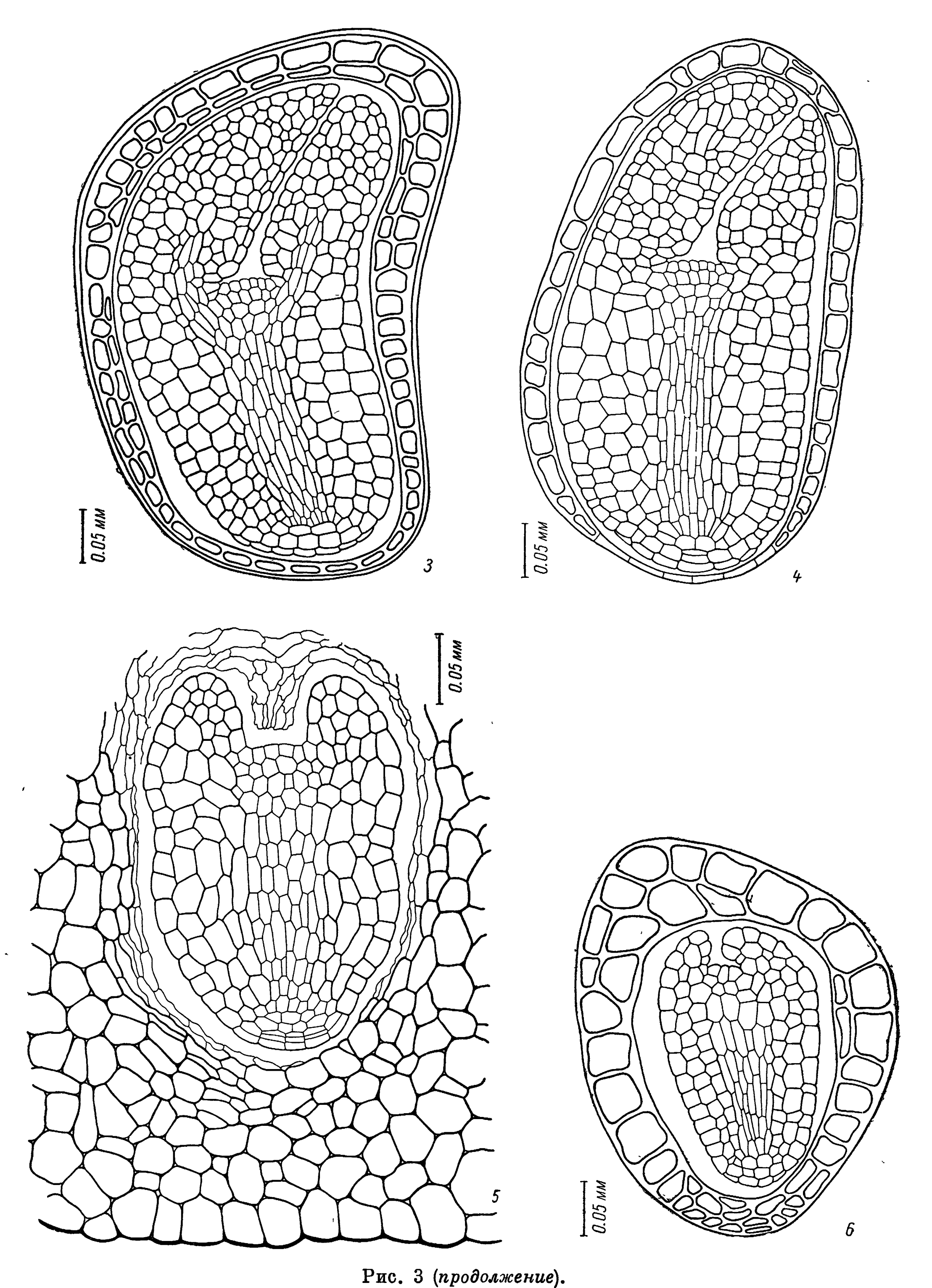


Рис. 3 (*продолжение*).

3 — *Striga pubiflora*; *4* — *Striga baumanii*; *5* — *Lathraea squamaria*; *6* — *Striga elegans*;

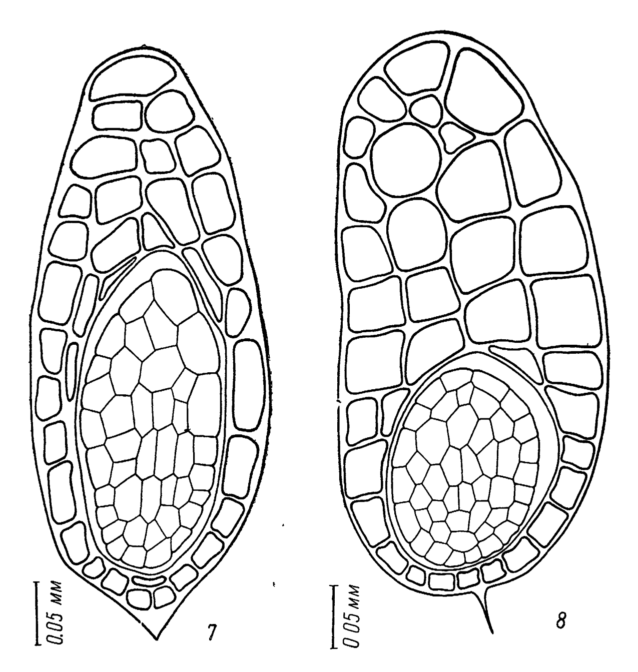


Рис. 3 (*продолжение*).

7 — *Harveya obtusifolia*; *8* — *H. coccinea*. *эп* — эпикотиль; *гп* — гипокотиль; *с* — семядоля; *р* — радикула; *вп* — васкулярный пучок.

В целях сравнительного изучения зародышей в зрелых семенах автотрофных и паразитных норичниковых нами было исследовано строение зародышей в семенах автотрофных представителей различных триб и подсемейств. В частности, были изучены зародыши: *Angelonia minor*, *Antirrhinum majus*, *A. billidifolium*, *Artanema fimbriata*, *Calceolaria biflora*, *Capraria biflora*, *Celsia arctica*, *Chaenostoma foetida*, *Conobea ovata*, *Dodartia orientalis*, *Eremus alpinus*, *Freylinia oppositifolia*, *Gratiola officinalis*, *Limosella aquatica*, *Linaria minus*, *L. linaria*, *Manulea foetida*, *Maurandia barclayiana*, *Mazus rugosus*, *Nemesia chamaedrifolia*, *Phygelius capensis*, *Rehemannia angulata*, *Torenia fournieri*, *Scrophularia nodosa*, *Verbascum thapsus*, *Veronica alpina*, *V. spicata*.

Из слабоспециализированных паразитных норичниковых были изучены зародыши в зрелых семенах следующих видов: *Bartsia alpina*, *Bellardia trixago*, *Castilleja pallida*, *Gerardia flava*, *Euphrasia rostkoviana*, *Leptorrhabdos parviflora*, *Melampyrum arvense*, *M. nemorosum*, *Parentucellia viscosa*, *Pedicularis sibthorpii*, *Ramphicarpa medwedewi*, *Siphonostegia chinensis*, *Rhinanthus minor*, *R. alectorolophus*, *R. major*.

Зародыши всех изученных растений (как автотрофных, так и слабоспециализированных паразитных) имели сходные по структуре радикулу, эпикотиль, гипокотиль и семядоли. Некоторые различия зародышей по их форме, размерам и строению основных органов не обнаруживают приуроченности к паразитному образу жизни (рис. 3, *1*, *2*). Напротив, наибольшая степень развития эпикотиля была обнаружена не у автотрофного растения, как можно было предполагать, а у паразитного *Rhinanthus major* (эпикотиль несет примордии первых листьев).

Наши данные совпадают с литературными сведениями (Jyengar, 1940c; Arekal, 1963a, 1964) относительно уровня дифференциации зародышей в зрелых семенах слабоспециализированных паразитных Норичниковых (*Sopubia trifida*, *Euphrasia arctica*, *Orthocarpus luteus*, *Melampyrum lineare*, *Gerardia pedicularia*).

Первые признаки структурных изменений зародышей, связанных с паразитизмом, мы находим у представителей более или менее специализи-

рованных групп облигатных паразитов, в частности у *Tozzia alpina*, *Rhynchocorys orientalis* и *Striga pubiflora* (рис. 2 и 3, *3*). Эти изменения выражаются прежде всего в значительном уменьшении общего размера зародышей (*Tozzia*, *Rhinchocorys*, *Striga*) и в относительном уменьшении семядолей по сравнению с размерами гипокотиля. Каждый тип ткани представлен сравнительно меньшим числом клеток при сохранении всех типов тканей. Мы считаем эти изменения закономерно связанными с эволюцией паразитизма, поскольку и далее процесс общей редукции зародышей усиливается по мере совершенствования паразитного образа жизни.

На следующей ступени морфогенетической специализации на фоне общей редукции зародышей ясно обнаруживается тенденция к преимущественной редукции паренхимной ткани и васкулярного пучка семядолей. Эта ступень специализации представлена, в частности, видами *Latraea squamaria*, *Striga baumanii*, *S. elegans* (рис. 3, *4—6*). У названных растений можно видеть, что васкулярная ткань в семядолях зародышей редуцируется несколько быстрее паренхимной.

Виды *Striga orobanchoides* и *S. hermonthica* являются примерами двух следующих ступеней структурной специализации зародышей паразитных растений. Даже при изучении строения зрелых семян одной и той же популяции мы обнаруживаем разную степень дифференциации зародышей. В частности, среди семян одной популяции *Striga orobanchoides* были обнаружены как семена, содержавшие зародыши с рудиментами семядолей, так и семена, зародыши которых представляют собой овальное тело без всяких следов семядолей и эпикотиля (рис. 4, *1—3*). Подобное же положение было зафиксировано и в популяции *Striga hermonthica* (рис. 4, *4*, *5*). И у зародышей с рудиментами семядолей, и у овальных зародышей обнаружена довольно четкая организация радикулы и присутствие основных типов ткани гипокотиля (прокамбиальный тяж, первичная кора, эпидермис). У зародышей с рудиментами семядолей эпикотиль гистологически не был выражен (рис. 4, *1*, *2*, *4*), а у зародышей без семядолей клетки апикальной области имели паренхимный характер и были более крупными, чем клетки базальной области (рис. 4, *3*, *5*). Зародыши, таким образом, имели отчетливую полярную дифференциацию по размерам клеток.

Овальные зародыши в зрелых семенах *S. orobanchoides* и *S. hermonthica* мы не можем отнести к описанной выше глобулярной стадии эмбриогенеза, поскольку перед нами более поздний этап развития; на это указывает уровень дифференциации радикулы и гипокотиля. По-видимому, мы имеем здесь стадию предсердечка.

Из анализа семян *S. orobanchoides* и *S. hermonthica* явствует, что на некоторых этапах эволюции процессы редукции проходили весьма активно. Например, переход от рудиментарных семядолей к их полной элиминации может быть совершен в пределах одного вида. Как можно видеть, процесс редукции эпикотиля у представителей рода *Striga* шел более активно и заканчивался раньше, нежели редукция радикулы. Если редукция эпикотиля завершилась полной его элиминацией (органогенная редукция), то редукция радикулы закончилась на тканевом уровне (гистогенная редукция).

У представителей последней ступени функциональной специализации (*Harveya coccineae*, *H. obtusifolia*, *Hyobanche sanguinea*) зародыши в зрелых семенах представлены в основном многоклеточной стадией позднего глобулярного проэмбрио (рис. 3, *7*, *8*). При этом если у *Striga orobanchoides* мы еще можем различить остатки тканевой организации, характерной для радикулы зародыша автотрофных растений, то у *Harveya* весь зародыш построен всего из трех (рис. 3, *7*) или даже двух (рис. 3, *8*) типов тканей. В зародышах *H. obtusifolia* можно различать и выделять более меристематизованную ткань базальной области проэмбрио, у за-

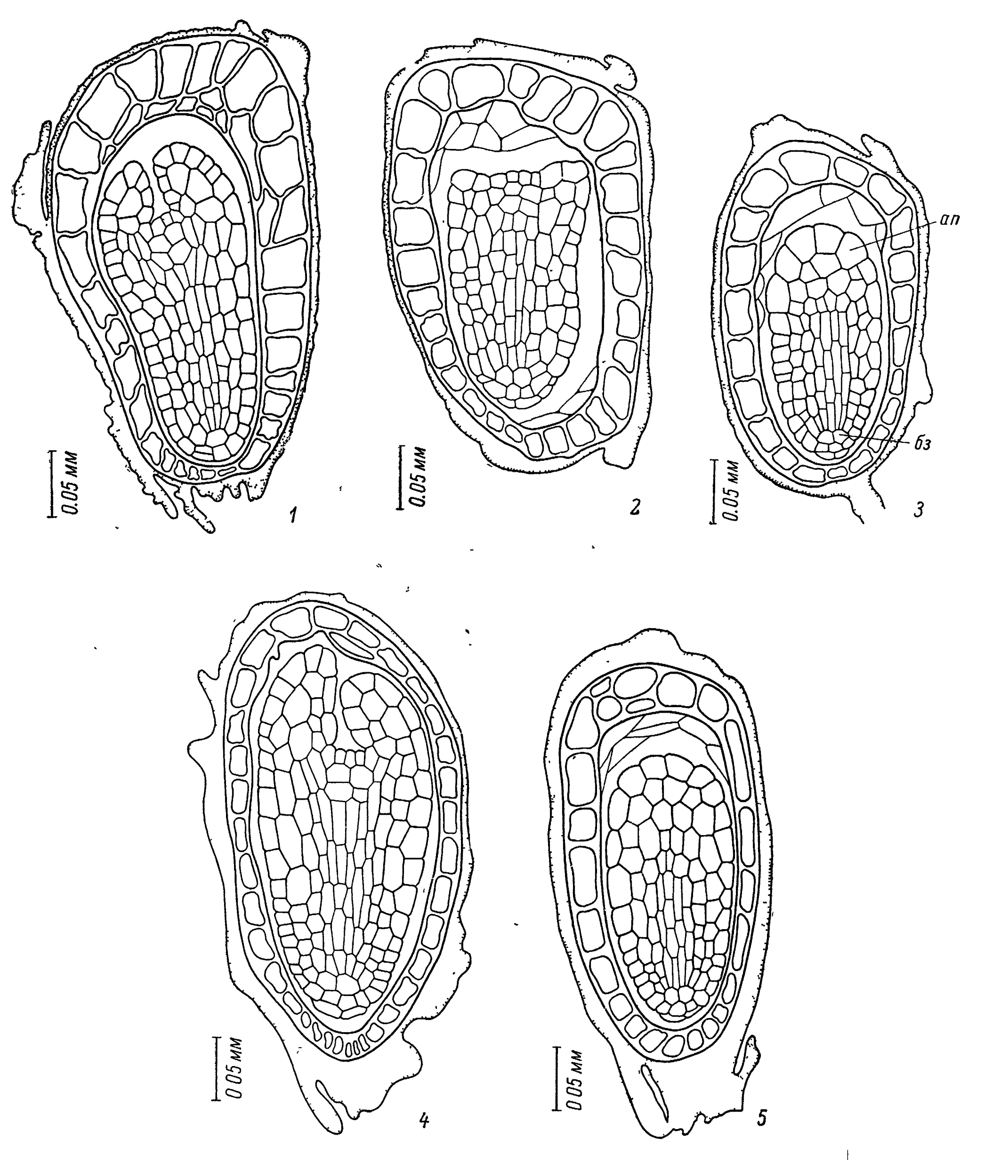


Рис. 4. Строение зародышей и эндосперма в зрелых семенах некоторых представителей рода *Striga* (сем. *Scrophulariaceae*).

1 — *Striga orobanchodies* (1-я форма); *2* — *S. orobanchoides* (2-я форма); *3* — *S. orobanchoides* (3-я форма); *4* — *S. hermonthica* (1-я форма); *5* — *S. hermonthica* (2-я форма). *ап* — апикальный полюс зародыша; *бз* — базальный полюс зародыша.

родыша *H. coccinea* эти различия исчезают и можно выделить только эмбриодерму и основную паренхимную ткань.

Таким образом, на примере представителей сем. Норичниковых мы можем наблюдать сопутствующий процессу функциональной специализации этих растений к паразитному образу жизни процесс постепенной структурной редукции тканей и органов зародышей. Сопряженное последовательное изменение функциональных свойств и структурных признаков по мере приспособления к паразитному существованию является очевидным свидетельством взаимосвязи этих двух процессов. Отсутствие признаков редукции у зародышей слабоспециализированных паразитных цветковых свидетельствует о вторичном характере эволюционных структурных изменений зародышей по отношению к функциональным изменениям паразитных покрытосеменных.

Эволюционный переход автотрофных Норичниковых к чужеядному питанию произошел на сравнительно поздних этапах онтогенетического развития, собственно после образования корней 2-го и 3-го порядков. Об этом можно определенно судить по онтогенетическому развитию слабоспециализированных паразитных растений. Такой относительно поздний онтогенетически переход к чужеядности вполне объясним с позиций гипотезы спонтанного развития чужеядности в результате случайных контактов будущих паразитов и растений-хозяев (максимальная вероятность контактов возникает после развития корней 2-го и 3-го порядков, оккупирующих значительную почвенную территорию).

Очевидно, что если паразитным растениям оказался выгоден переход к чужеядному питанию, им должен был быть выгоден и возможно более ранний (онтогенетически) переход спорофита к чужеядному питанию, поскольку это увеличивало выгоды от чужеядного питания. И действительно мы видим, что в процессе эволюции происходит переход к чужеядному питанию на все более ранних этапах развития спорофита. Это смещение не только выгодно, но и неизбежно в условиях чужеядного питания, так как на первых этапах эволюции паразитизма происходит возрастание специфичности — приспособления к определенным растениям-хозяевам и, как следствие этого, возрастание дискретности в распределении пищевого субстрата (растений-хозяев). Это положение подтверждено многими фактами для разных групп паразитных растений (Beck-Managetta, 1890; Новопокровский, Цвелев, 1958; Srinivasan, Subramanian, 1960, и др.).

Возрастание дискретности в распределении пищевого субстрата — основа для понимания многих дальнейших эволюционных изменений, происходящих в функциональной активности и структурной организации растений-паразитов. Усиление или высокий уровень специфичности и, как следствие, возрастание дискретности и уменьшение вероятности встречи паразита с растением-хозяином — вполне реальные явления.

Отсюда неизбежно вытекает необходимость для паразитных растений увеличивать производство семян в целях сохранения стабильного уровня вероятности контакта.

Анализ показывает, что уровень производства семян у паразитных растений сем. Норичниковых намного выше, чем у родственных автотрофных видов. Эти данные были получены на большом числе автотрофных и паразитных видов из семейства Норичниковых и Заразиховых Салисбари (Salisbury, 1942) и дополнены нами (табл. 3).

Мы ввели особый коэффициент *П*, который определяет уровень интенсивности производства семян в расчете на одну завязь. Этот коэффициент показывает, что резкий подъем в интенсивности производства семян происходит при переходе от слабоспециализированных зеленых к высокоспециализированным голопаразитным формам и что этот подъем осуществляется за счет снижения энергетических и пластических затрат на производство каждого отдельного семени (Терёхин, 1968а).

ТАБЛИЦА 3

Особенности семенного производства у некоторых представителей семейств *Scrophulariaceae* и *Orobanchaceae*

Семейство, вид	Вес тысячи семян, мг	Максимальное число семян на один плод	Коэффициент *П*	Максимальное число семян на один плодоносящий побег в год	Автор
Scrophulariaceae					
Melampyrum arvense . . .	4400.0	4	—	500	Терёхин, 1965, 1968а
M. pratense	6460.0	4	—	500	Salisbury, 1942
Rhinanthus minor	1890.0	20	1.0	1000	Терёхин, 1965, 1968а
» »	—	16	—	3000	Salisbury, 1942
Pedicularis sibthorpii . . .	1348.0	35	1.7	10000	Терёхин, 1965, 1968а
P. palustris	—	20	—	8000	Salisbury, 1942
Bartsia alpina	—	75	7.3	10000	Терёхин, 1965, 1968а
» »	206.0	60	—	240	Salisbury, 1942
B. odontites	100.0	36	—	4000	То же
B. viscosa	210.0	483	—	41500	» »
Lathraea squamaria	591.0	150	3.0	50000	Терёхин, 1965, 1968а
» »	532.0	110	—	11000	Salisbury, 1942
Orobanchaceae					
Conopholis americana	14.0	—	—	—	Терёхин, 1965, 1968а
Orobanche crenata	—	—	—	40000	Kadry a Tewfic, 1956
» » на чине	6.0	4000	57.0	100000	Терёхин, 1965, 1968а
» » на лещине	6.0	4000	57.0	1600000	То же
O. elatior	4.9	2981	—	270000	Salisbury, 1942
O. picridis	2.9	4378	—	350000	То же
O. hederae	—	1040	—	52000	» »
O. variegata	—	2000	—	100000	» »
O. minor	—	1500	—	135000	» »
» » на одуванчике	—	1177	—	75000	» »
O. pallidiflora	—	5000	91.0	500000	Терёхин, 1965, 1968а
O. colorata	—	5500	37.0	600000	То же
Orobanche sp.	—	—	—	100000	Бейлин, 1947
» »	—	—	—	150000	Рахимов, 1965
Boschniakia rossica	—	2470	—	360000	Гаврилюк, 1965
Phacellanthus tubiflorus	—	3000	75.0	500000	Терёхин, 1965, 1968а
Phelypaea coccinea	3.0	20000	50.0	150000	То же
Aeginetia indica	—	70000	—	—	Ling, 1955 (по: Kuijt, 1969)

Примечание. Приведены максимальные данные производительности семян.

Значительная экономия энергетических и пластических веществ при производстве каждого отдельного семени возможна у паразитных растений только при условии, что проросток-спорофит паразита очень рано переходит на иждивение растения-хозяина. Как мы показали, этот процесс смещения онтогенетического времени перехода спорофита к чужеядному питанию является одной из наиболее общих эволюционных тенденций в этой группе растений-паразитов.

В процессе эволюции паразитизма создается, таким образом, система взаимодействующих факторов: увеличение производства семян диктуется необходимостью преодоления трудностей в поддержании численности вида в связи с возрастающей дискретностью в распределении пищевого субстрата, а названная дискретность в свою очередь обусловлена возрастанием специфичности растений-паразитов. Само увеличение производства семян происходит за счет экономии энергетических и пластических материалов при производстве каждого отдельного семени, что приводит в конечном счете к явлениям общей редукции зародыша, эндосперма

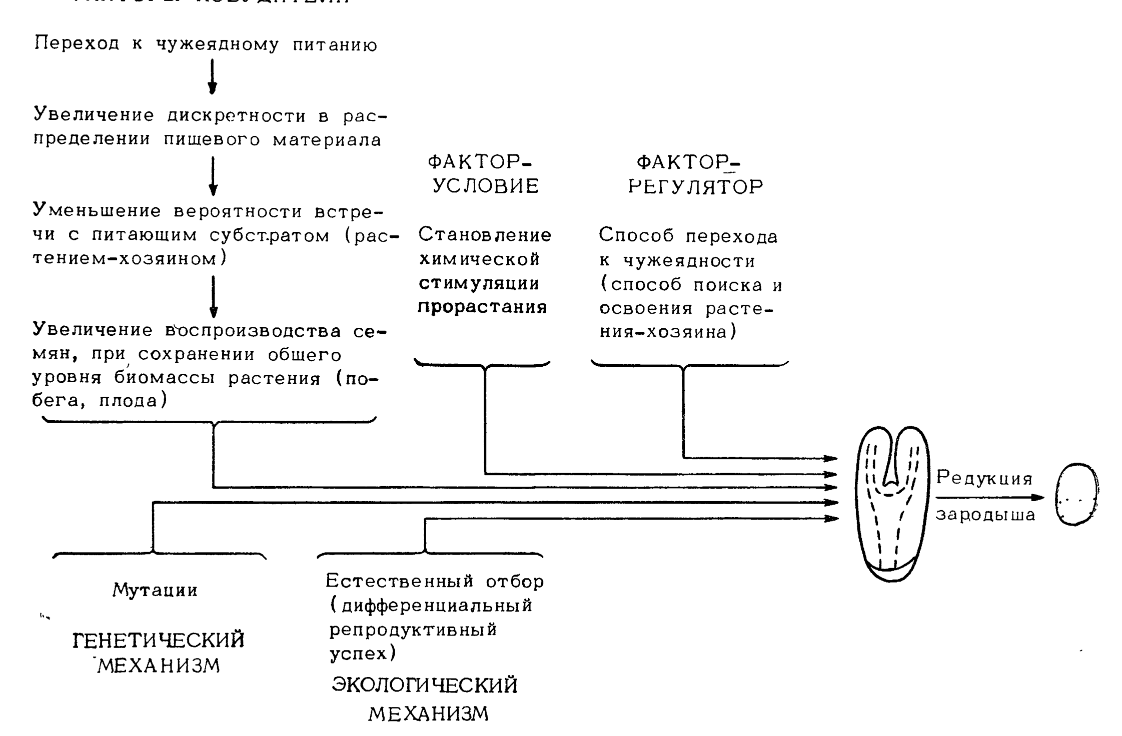


Рис. 5. Факторы и механизмы эволюционной редукции зародышей паразитных цветковых растений.

и семяпочки и к более раннему онтогенетически переходу спорофита к чужеядному питанию (рис. 5).

Структурная редукция зародышей паразитных Норичниковых завершается полной элиминацией семядолей и эпикотиля. Тенденция к униполярности ростовых процессов у проростков паразитных Норичниковых проявляется в их эволюции довольно рано. У *Melampyrum lineare* заметны очевидные различия в ритмах морфогенетической активности радикулы и эпикотиля. Радикула *M. lineare* начинает развиваться поздней осенью или весной, затем ее развитие приостанавливается, и значительно позже (через летний сезон) начинается синхронное развитие первичного корешка и эпикотиля. При этом часть проростков уже первой осенью оказывалась связанной с корнями растения-хозяина (Canthlon и др., 1963).

Найдено также, что эпикотиль зародыша *Castilleja coccinea* начинает свое развитие лишь после того, как корешок паразита войдет в контакт с корнями хозяина (Malcolm, 1966a). Еще заметнее выражены различия в развитии корешка и эпикотиля у *Tozzia alpina*, *Striga lutea*, *Lathraea squamaria* (Heinricher, 1893, 1894, 1901, 1931; Marloth, 1932; Никитичева, Терёхин, 1973). Наконец, у зародышей *Striga orobanchoides*, как показали наши исследования, активность эпикотильной области зародыша при прорастании отсутствует.

В эволюции паразитных Норичниковых наблюдается, таким образом, процесс постепенного угасания (иммобилизации) функциональной активности стеблевого полюса зародыша (или соответственно апикального полюса проэмбрио).

Приспособление к растению-хозяину приводит, помимо прочего, к постепенному угасанию функции фотосинтеза у растений-паразитов и, как следствие, к редукции и элиминации структур, обеспечивающих фото-

синтез. Поскольку бесхлорофилльное растение-паразит обеспечивает себя питанием за счет растения-хозяина (Костычев, 1937; Canthlon и др., 1963; Березнеговская, 1956, 1963), функционирование апикальных структур зародыша (семядолей и эпикотиля) перестает быть биологически оправданным, ибо они отнимают часть энергетических ресурсов зародыша, ничего не давая взамен. Это является достаточным основанием для их редукции и полной элиминации.

Сравнительное изучение строения зародышей в зрелых семенах паразитных Норичниковых, имеющих разную степень приспособленности к паразитному образу жизни, показывает, что в процессе совершенствования паразитного способа существования происходит редукция основных структур зародыша. Наряду с процессом общей редукции биомассы зародыша можно наблюдать ее дифференцированный характер в отношении осевых структур — полной элиминации эпикотиля сопутствует гистогенная редукция радикулы. Общий уровень структурной редукции зародышей соответствует определенному уровню функциональной адаптации к паразитизму.

Эти выводы, следующие из изложенных выше материалов, являются основными для понимания особенностей эволюции паразитизма в тех семействах цветковых, где градации чужеядности растений являются значительно менее полными.

Сем. **Orobanchaceae.** Основные эволюционные тенденции здесь те же, что и у паразитных Норичниковых. Однако сем. Заразиховых представлено в целом весьма высокоспециализированными паразитными растениями (табл. II, *3*). Об этом свидетельствуют и отсутствие собственного развитого аппарата фотосинтеза на всех стадиях онтогенеза, и химическая стимуляция прорастания посредством выделений из корней растений-хозяев (облигатный хемотропизм проростков), и онтогенетически очень ранний переход спорофита к чужеядности (Caspary, 1854; Koch, 1878, 1887, 1891; Worsdell, 1895; Wilson, 1904; Kusano, 1908; Heinricher, 1910; Juliano, 1935; Rauh, 1937; Бейлин, 1947а, 1947б, 1950а, 1968; Holmstworth, Nutman, 1947; Kadry, Tewfic, 1956a; Котт, 1959; Рахимов, 1965; Гаврилюк, 1965; Терёхин, 1968а, 1968б; Терёхин, Никитичева, 1968, и др.).

На примере рода *Orobanche* можно проследить тенденцию к изофазному (синхронному с растением-хозяином) развитию паразита. Элементы изофазного развития обнаружены, в частности, у *Orobanche squamosa* (Holmstworth, Nutman, 1947) и *O. minor* (Котт, 1959). Оба эти паразита переходят к цветению только тогда, когда зацветает растение-хозяин. У *O. minor* и некоторых других видов отмечена также тенденция к образованию эндофитной системы в тканях хозяина (Rauh, 1937, и др.).

Для Заразиховых в целом также характерна весьма различная для разных видов специфичность к растениям-хозяевам (Beck-Managetta, 1890; Новопокровский, Цвелев, 1958, и др.). Наличие развитой системы физиологических рас — еще одно свидетельство весьма высокого уровня функциональной специализации Заразиховых (Бейлин, 1947а; Терёхин, Иванова, 1965; Терёхин, 1968б). Общий уровень структурной адаптации зародышей у Заразиховых соответствует высокому уровню их функциональной специализации.

Различия в степени редукции зародышей в зрелых семенах дают возможность построить следующий эволюционный ряд зародышей Заразиховых.

Первый уровень структурной специализации мы находим у *Cistanche phelypaea*, зародыш в зрелых семенах которой представлен многоклеточным овальным телом, без каких-либо зачатков (морфологически или гистологически выраженных) семядолей и эпикотиля. Анатомия базальной области зародыша обнаруживает характерные признаки радикулярной организации зародыша автотрофных растений, однако число клеток, составляющих каждую из тканей, весьма незначительно (рис. 6, *1*). Мы

классифицируем эту стадию дифференциации зародыша как стадию предсердечка.

Многоклеточные глобулярные зародыши без семядолей и эпикотиля обнаруживаются в зрелых семенах и других видов *Cistanche*, например у *C. tubulosa*, *C. violaceae* и др., а также у *Epifagus virginianus*, *Conopholis americanum*, *C. mexicanum*, *Phacellanthus tubiflorus* (рис. 6, *2*, *3*). Однако базальная область зародышей здесь уже не обнаруживает каких-либо четких признаков радикулярной организации. У зародышей имеется лишь три вида тканей: эмбриодерма, меристематические (более мелкие и менее заполненные крахмалом) клетки базальной области зародыша и более крупноклеточная паренхима в апикальной области, т. е. типичная стадия многоклеточного глобулярного проэмбрио.

Следующий уровень специализации представлен наиболее многочисленной группой растений, зародыши которых также имеют глобулярное тело, без семядолей, эпикотиля и радикулярной организации базальной области зародыша (рис. 6, *4*, *5*). Однако эти зародыши отличаются от зародышей предыдущей группы меньшим числом клеток и менее отчетливой дифференциацией основной ткани проэмбрио на базальную и апикальную области. Сюда могут быть отнесены исследованные нами зародыши *Orobanche aegyptiaca*, *O. pelargonii*, *O. crenata*, *O. ramosa*, *O. lucorum*, *O. purpurea*, *O. hederae*, *O. colorata*, *O. raddeana*, *Boschniakia rossica*, *Phelypaea coccinea*, *Christisonia bicolor*. Сюда же относятся, по-видимому, и зародыши, строение которых известно нам по литературным данным: *Christisonia subacaulus* (Worsdell, 1895—1897), *Orobanche* (*Aphyllon*) *uniflora* (Smith, 1904), *O. cernua* (Tiagi, 1951b).

В то время как наши данные об уровне дифференциации зародышей *O. hederae*, *O. aegyptiaca* совпадают с литературными данными по этим видам (Koch, 1877b, 1887; Tiagi, 1951b), сведения об уровне и характере дифференциации зародыша в зрелых семенах *Aeginetia indica* (Juliano, 1935) и *Cistanche tubulosa* (Tiagi, 1952a) расходятся с результатами наших наблюдений. По-видимому, упомянутые исследователи изучали косые, а не медианные срезы зародышей.

У *Aeginetia indica* глобулярный проэмбрио в зрелом семени представлен телом с еще меньшим, чем у зародышей предыдущей группы, числом клеток и очень слабой гистологической дифференциацией проэмбрио на базальную и апикальную области (рис. 6, *6*).

Можно сделать вывод, что общая редукция зародышей представлена у заразих следующими уровнями: 1) предсердечковой стадией (*Cistanche phelypaea*), 2) стадией многоклеточного глобулярного проэмбрио с ясной гистологической дифференциацией на базальную и апикальную области (*Cistanche tubulosa* и др.), 3) малоклеточной стадией глобулярного проэмбрио со слабой полярной гистологической дифференциацией (*Orobanche purpurea*, и др.) и, наконец, 4) малоклеточным глобулярным проэмбрио без видимой полярной дифференциации (*Aeginetia indica*).

Результаты изучения функциональной и структурной адаптации к паразитизму в сем. Заразиховых подтверждают в целом закономерности, выявленные при изучении паразитных представителей сем. Норичниковых.

Сем. **Lennoaceae.** Высокоспециализированное паразитное семейство, включающее три рода (*Pholisma*, *Ammobroma*, *Lennoa*) облигатных эктопаразитов с редуцированным аппаратом фотосинтеза. Зародыши в зрелых семенах *Pholisma arenarium* и *Lennoa coerulea* представлены малоклеточной стадией глобулярного проэмбрио. У зародышей *P. arenarium* наблюдается ясная дифференциация клеток проэмбрио на полюса по их размерам и содержимому. Клетки апикальной области проэмбрио более крупные. У *L. coerulea* полярная дифференциация зародышей выражена очень слабо (рис. 7, *1*, *2*). Результаты исследования представителей сем. *Lennoaceae* подтверждают закономерности, выявленные в сем. Норичниковых.

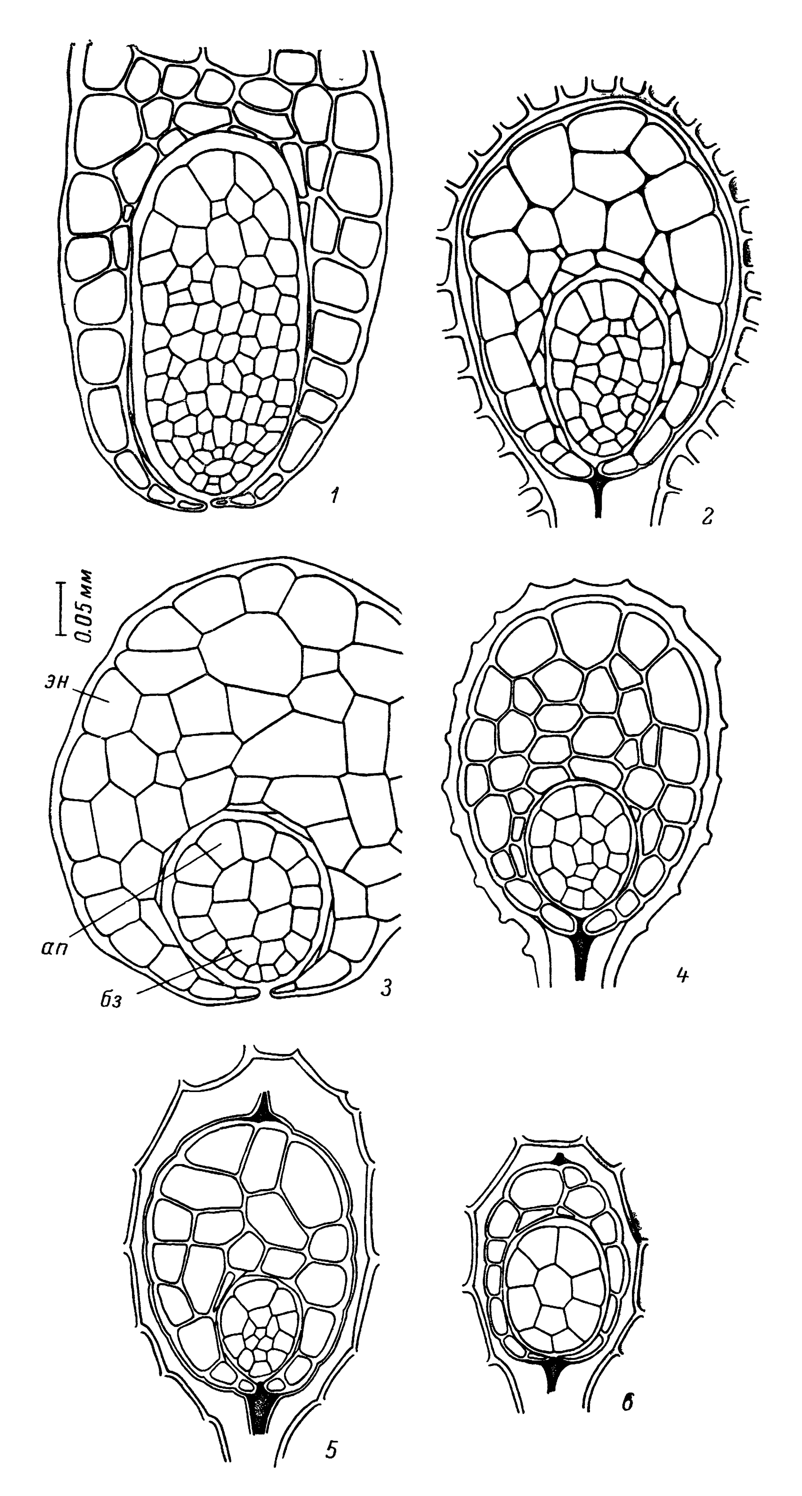


Рис. 6. Строение зародышей и эндосперма в зрелых семенах некоторых представителей сем. *Orobanchaceae*.

1 — *Cistanche phelypaea*; *2* — *Phacellanthus tubiflorus*; *3* — *Cistanche tubulosa*; *4* — *Orobanche purpurea*; *5* — *Phelypaea coccinea*; *6* — *Aeginetia indica*. *ап* — апикальный полюс зародыша; *бз* — базальный полюс зародыша; *эн* — эндосперм (*2*, *4* — *6*—с семенной оболочкой).

Сем. **Balanophoraceae.** Для этого семейства характерны исключительно высокоспециализированные паразитные растения. Наряду с утратой хлорофилла и редукцией листьев следует отметить крайне необычный габитус этих растений, означающий более высокую, нежели у представителей рассмотренных выше семейств, приспособленность к паразитному существованию. Изучение онтогенеза и образа жизни Баланофоровых свидетельствует об их принадлежности к группе эктопаразитов с первой формой паразитизма (Eichler, 1869; Lotsy, 1901; Marloth, 1913; Rauh, 1937; Mangenot, 1947a, 1947b, 1947c; Fagerlind, 1948a; Schmucker, 1959b; Терёхин, Яковлев, 1967, и др.).

По степени редукции зародышей в зрелых семенах в пределах семейства можно выделить три уровня их структурной специализации. Зародыши в зрелых семенах *Thonningia sessilis* представляют собой глобулярное многоклеточное образование с дифференцированной эмбриодермой и нечеткой полярной дифференциацией (Lecomte, 1896). У *Helosis mexicanum*, *H. cayanensis* зародыши в зрелом семени имеют вид малоклеточной стадии глобулярного проэмбрио; эмбриодерма здесь также отчетливо дифференцирована, однако полярная дифференциация не выражена (рис. 7, *3*). У исследованных видов *Balanophora* и у *Langsdorffia* зародыш в зрелом семени представлен сферическим телом, соответствующим примерно стадии квадрантов или октантов нормального эмбриогенеза автотрофных покрытосеменных (рис. 7, *4*). Следует, однако, отметить следующую морфогенетическую особенность зародышей этих растений: выделение эмбриодермы происходит здесь уже на стадии квадрантов, а затем в некоторых или во всех клетках сферического проэмбрио происходят поперечные деления, означающие переход к стадии октантов (образование двух этажей).

Если два первых уровня редукции зародышей у представителей *Balanophoraceae* (*Thonningia* и *Helosis*) мы можем найти в сем. *Orobanchaceae*, то зародыши *Balanophora* оказываются еще более специализированными в направлении дальнейшей редукции. Более далеко зашедшей специализации в образе жизни растений сем. Баланофоровых соответствует и более высокий уровень общей редукции зародышей.

Сем. **Hydnoraceae.** Семейство представлено двумя высокоспециализированными бесхлорофилльными облигатно-паразитными родами *Hydnora* и *Prosopanche* (Marloth, 1913; Leemann, 1933; Schmucker, 1959b, и др.). Для группы характерен облигатный хемотропизм проростков (стимуляция прорастания выделениями из корней растения-хозяина).

У *Hydnora africana* и *Prosopanche burmeisteri* зародыши в зрелых семенах представлены многоклеточным глобулярным проэмбрио со слабо выраженной эмбриодермой (Brown, 1843; Solms-Laubach, 1869, 1874a, 1874b; Chodat, 1916; Dastur, 1921—1922).

Сем. **Cynomoriaceae.** Высокоспециализированное монотипное семейство, представленное бесхлорофилльными растениями с редуцированным листовым аппаратом (табл. II, *4*). Для видов *Cynomorium* характерен узкий круг растений-хозяев. Так, по нашим данным, *Cynomorium songaricum* паразитирует на корнях представителей родов *Nitraria* и *Peganum*. Характер чужеядности и особенности онтогенетического развития определенно свидетельствуют о принадлежности *Cynomorium* к группе эктопаразитов (Weddel, 1861; Rauh, 1937; Терёхин и др., 1975а, 1975б).

Зародыш в зрелом семени *C. songaricum* представлен многоклеточным глобулярным проэмбрио с отчетливо выраженной дифференциацией эмбриодермы и слабо выраженной полярной дифференциацией. Сходные данные были получены ранее и для зародышей *C. coccineum* (Hooker, 1855; Juel, 1903).

К первой форме паразитизма (группе эктопаразитов), кроме вышеописанных, относится и ряд семейств с относительно меньшей специализацией к чужеядному образу жизни.

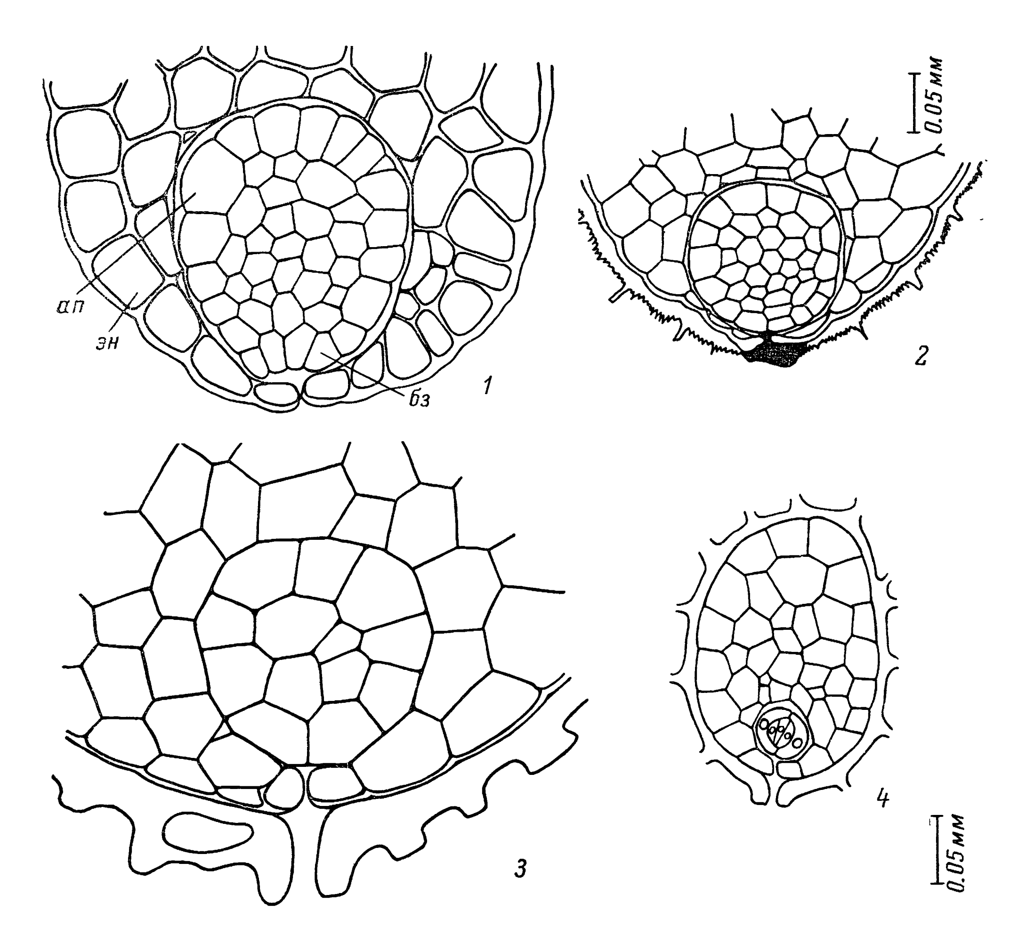


Рис. 7. Строение зародышей в зрелых семенах некоторых представителей семейств *Lennoaceae* и *Balanophoraceae*.

1 — *Pholisma arenarium*; 2 — *Lennoa coerulea*; 3 — *Helosis mexicanum*; 4 — *Balanophora polyandra*. *ап* — апикальный полюс зародыша; *бз* — базальный полюс зародыша; *эн* — эндосперм.

Сем. **Krameriaceae.** Монотипное семейство представлено облигатно-паразитными видами с развитым хлорофиллоносным листовым аппаратом (Cannon, 1910; Kuijt, 1969). Семена *Krameria* способны к прорастанию без стимуляции их выделениями из корней растений-хозяев. Переход к чужеядности осуществляется после образования корней 2-го и 3-го порядков. Кэннон (Cannon, 1910) весьма наглядно показал, что гаустории паразитных *Krameria* — преобразованные в процессе эволюции корневые апексы. О низкой специализации паразитных крамериевых свидетельствует то, что они получают из растений-хозяев только воду и растворенные в ней минеральные вещества, а равно и частые случаи автопаразитизма (Cannon, 1910).

Бриттон (Britton, 1930) и Куит (Kuijt, 1969) сообщили, что в зрелых семенах *Krameria* нет эндосперма, а зародыши обладают мясистыми семядолями. Паразитизм еще не сказался здесь на изменении строения зародышей.

Семейства **Santalaceae, Olacaceae, Opiliaceae.** Паразитные представители этих близкородственных семейств еще недостаточно изучены в функциональном отношении. Здесь представлены, по-видимому, главным образом слабоспециализированные формы зеленых паразитов. Степень развития листового аппарата варьирует у разных видов. *Thesium alpinum*, *T. rostatum*, *Comandra* sp., *Osyris alba*, *Santalum album* способны

к прорастанию без стимуляции семян выделениями из тканей растения-хозяина (Barber, 1906; Heinricher, 1910). Полагают, что у *Exocarpus bidwillii* (Fineran, 1962, 1963a, 1963b, 1963c, 1963d, 1963e, 1965a, 1965b) гаустории могут образовываться уже на первичном корне проростка. Следовательно, у этого растения возможен переход к чужеядности посредством преобразованных апексов корней 2-го порядка.

Есть данные, что паразитные *Santalaceae* получают от своих хозяев только воду и минеральное питание (Härtel, 1959). Круг растений-хозяев паразитных *Santalaceae* довольно широк. Нет определенных данных о существовании у них физиологических рас.

Как и следовало ожидать, зародыши в зрелых семенах паразитных *Santalaceae*, *Olacaceae* и *Opiliaceae* не обнаруживают каких-либо отклонений (обусловленных паразитизмом) от зародышей родственных автотрофных растений. Строение зародышей, сходное в основных своих чертах со строением зародышей автотрофных растений, было найдено нами у *Thesium ramosum*, *Comandra elegans* (Santalaceae), у *Anacolosa lutea* и *Ptychopetalum uncinatum* (*Olacaceae*). Джори и Агарвал (Johri, Agarwal, 1965) описали строение зародышей в зрелых семенах *Quinchamalium chilense*, Рам (Ram, 1957) — у *Comandra umbellata*; Паливал (Paliwal, 1956) — у *Santalum album*, Фагерлинд (Fagerlind, 1959), Рам (Ram, 1959) — у *Exocarpus menziesii*, Джоши (Joshi, 1960) — у *Osyris nightiana* и т. д.

В экспериментах по проращиванию семян на искусственной среде проростки видов *Amyema*, *Amylotheca*, *Scurrula* и *Dendrophthoe falcata* обнаружили типичное биполярное развитие (Johri, Bajaj, 1903, 1964; Bajaj, 1966).

Группа эндопаразитов. Эта группа представлена растениями-паразитами, высокоспециализированные формы которых развиваются интраматрикально (в тканях растений-хозяев). Тенденция к эндопаразитизму связана с явлением стеблевого паразитизма (т. е. по типу омелы). Напротив, экстраматрикальный способ развития, как правило, сопутствует корневому паразитизму. Вместе с тем следует отметить, что среди преобладающих видов с корневым паразитизмом в сем. *Santalaceae* есть и растения со стеблевым паразитизмом (*Phacellaria*, *Henslowia*, *Cladomyza*, *Dendromyza*, *Dendrotropa*, *Dufrenoya* и *Hylomyza*). И, наоборот, среди представителей сем. *Loranthaceae* немало, как выяснилось в последующее время, растений с корневым паразитизмом. Таковы представители родов *Nuytsia*, *Atkinsonia*, *Gaiadendron*, *Phrygilanthus*, *Eremolepis*. Известно также, что некоторые растения, такие как *Phrygilanthus acutifolius*, *Eremolepis glaziovii* и *Arceuthobium campylopodum*, способны паразитировать как на стеблях, так и на корнях растений-хозяев (Herbert, 1918—1919; Mc Kee, 1952; Rizzini, 1952; Narayana, 1958b; Härtel, 1959; Johri, Bhatnagar, 1960; Kuijt, 1969, и др.).

Равным образом среди эктопаразитных растений встречаются виды с интраматрикальным развитием (*Orobanche minor* и др.), а среди эндопаразитов — виды с интра- и экстраматрикальным способом развития (*Viscum album* и др.).

Поскольку экстраматрикальный способ развития присущ относительно менее специализированным видам, а интраматрикальный — более высокоспециализированным, не трудно прийти к заключению, что эктопаразитные растения эволюируют в направлении эндопаразитизма.

В группе эндопаразитов можно выделить следующие основные эволюционные тенденции в функциональной сфере жизнедеятельности: ослабление фотосинтетической активности и редукция листового аппарата, переход к интраматрикальному (и изофазному с растением-хозяином) развитию, онтогенетически все более ранний переход к чужеядности.

Сем. **Loranthaceae.** Большое паразитное семейство, представители которого обнаруживают довольно широкий спектр эволюционных изме-

ний. В семействе представлены как листостебельные виды, так и безлистные и почти бесхлорофилльные формы.

Для высокоспециализированных представителей семейства характерно явление изофазного развития паразита и хозяина, которое заключается в том, что характер и темпы роста эндофитно развивающейся вегетативной системы паразита следуют таковым апекса хозяина (Kuijt, 1960).

Среди Ремнецветниковых можно выделить три основных этапа функциональной специализации спорофита, которым соответствуют три ступени структурной редукции зародышей.

Первый этап функциональной специализации представляют *Viscum album*, *Loranthus celastroides*, а также некоторые виды *Orictanthus*, *Phtyrusa*, *Strutanthus*, *Psittacanthus*, *Phoradendron*, *Lysiana*. Для названных растений характерно биполярное анизофазное экстраматрикальное развитие, наличие фотосинтезирующего аппарата. Функциональная активность апикальной области зародыша, однако, резко отстает от таковой его базального полюса (Rauh, 1937). Степень эндопаразитизма в целом невелика, но в известной мере варьирует у представителей рассматриваемой группы. Так, у *Viscum articulatum* и *V. capense* интраматрикальное развитие ограничивается первичной инвазией гаустория. Обычные для группы интраматрикальные соматические разрастания (коровые лучи) здесь отсутствуют (Thoday, 1956), у *Loranthus celastroides*, *Oryctanthus ruficaulus*, *O. occidentalis*, *Phtyrusa pyrifolia* и у рода *Struthanthus* интраматрикальная часть тела паразита также выполняет лишь гаусториальную функцию, тогда как адвентивные побеги развиваются экстраматрикально (Mc Lückie, 1923; Rauh, 1937; Rizzini, 1952).

У *Viscum orientale* и *V. cruciatum* интраматрикальные коровые лучи развиты слабо и не образуют адвентивных побегов (Thoday, 1956). У *Viscum album*, по нашим наблюдениям в условиях Северного Кавказа, первичный генеративный побег развивается экстраматрикально, но адвентивные побеги могут возникать из интраматрикальных коровых лучей. Одно из свидетельств сравнительно более низкой специализации этих растений — автопаразитизм, обнаруженный у *Viscum album* (Zaborski, 1929; Матиенко, 1957) и у некоторых видов *Loranthus* (Menzies, 1954) и *Psittacanthus* (Rizzini, 1952). Плоды *Viscum album* разносятся птицами. Они имеют клейкие вещества, посредством которых прикрепляются вместе с испражнениями птиц к стеблям растений. Так как птицы имеют склонность в своих пищевых привычках к определенным растениям, плоды паразита попадают на ветви соответствующих растений-хозяев. Таким способом поддерживается высокий уровень вероятности контакта паразита и хозяина. Данная экологическая ситуация должна направлять действие естественного отбора больше в сторону дифференциальной, нежели общей редукции зародышей. И, как мы увидим дальше, действительно в пределах семейства общее уменьшение биомассы зародышей происходит значительно медленнее, чем дифференциальные структурные преобразования его основных органов. Важную роль в ориентации движения проростка в период поиска питающего субстрата играет световой фактор (Mc Lückie, 1923; Funcke, 1939, и др.).

Интересно отметить, что для *Viscum album* характерно наличие хорошо очерченных физиологических рас (Heinricher, 1910; Thubeuf, 1923).

Второй этап функциональной специализации спорофита паразитных Ремнецветковых представлен некоторыми видами *Arceuthobium*. Для представителей этой группы характерно интраматрикальное развитие паразита в тканях растения-хозяина, редукция листового аппарата до чешуй (Peirce, 1905; Kuijt, 1960), униполярная функциональная активность спорофита в период поиска питающего субстрата (Kuijt, 1960; Cohen, 1965). Типичен для представителей группы и переход к изофазному развитию. Некоторым членам группы еще свойственно анизофазное развитие (*Arceuthobium oxycedri*, *A. campylopodum*). Другие обнаруживают как анизо-

фазное, так и изофазное развитие (*A. pusillum*, *A. occidentale*). Для *A. douglasii*, *A. americanum* и других характерно облигатное изофазное развитие (Pierce, 1905; Thoday, Jonson, 1930; Kuijt, 1960; Cohen, 1965). Сюда же следует отнести и *A. oxycedri*.

Третий этап функциональной эволюции паразитизма *Loranthaceae* представлен видами *Phrygilanthus aphyllus*, *P. longibracteatus*, *Viscum minimum*, *Arceuthobium minutissimum*. Эти растения в большинстве своих функциональных свойств сходны с представителями предыдущей группы, но отличаются от последних еще более ранним (онтогенетически) переходом к чужеядному питанию. У некоторых видов из этой группы (*Viscum minimum*, *Phrygilanthus longibracteatus*) наблюдается также полная редукция листового аппарата (Reiche, 1904; Engler, Krause, 1908; Rauh, 1937; Schmucker, 1959b).

Основные тенденции в структурной эволюции зародышей паразитных Ремнецветниковых в общем те же, что и в рассмотренной выше группе эктопаразитов: редукция (вплоть до полной элиминации) апикальной области зародыша, гистогенная редукция и преобразование радикулярной области зародыша. Однако имеются и свои особенности. Во-первых, наблюдается иное соотношение темпов общей и частной (дифференциальной) редукции зародышей: явления общей редукции на первых этапах эволюции выражены значительно слабее, нежели в группе корневых паразитов. Во-вторых, преобразование радикулярной области зародыша происходит у этих растений значительно быстрее, чем преобразование эпикотилярно-семядольной зоны.

Первый уровень структурной редукции может быть представлен зародышами *Psittacanthus pluricotyledonarius* (Rizzini, 1952), *Macrosolen cochinchinensis* (Maheswari, Singh, 1952), *Dendrophthoe falcata* (Singh, 1952), *Loranthus pentandrus* (Treub, 1881, 1883a), *Helicanthes elastica* (Johri a. all., 1957), *Lysiana exocarpi* (Narayana, 1958b), *Nuytsia floribunda* (Narayana, 1958b), *Amiema miquelii* (Dixit, 1958a), *Lepeostegeres gemmiflorus* (Dixit, 1958b), *Tolypanthus lagenifera* (Dixit, 1961), *Peraxilla tetrapentala* (Prakash, 1960), *Atkinsonia ligustrina* (Prakash, 1961), наши исследования — *Visum album*, *Phoradendron flavescens* и *Lysiana exocarpi* (рис. 8, *1*). У зародышей в зрелых плодах названных выше растений имеются хорошо развитые семядоли, гистологически и морфологически выраженный эпикотиль, мощная проводящая система оси зародыша с сосудистыми элементами, сосочковидная эмбриодерма и хорошо развитая меристематическая ткань базальной области зародыша.

Ко второму уровню структурной специализации могут быть отнесены растения, зародыши в зрелых плодах которых содержат только рудименты семядолей и редуцированный эпикотиль. В эту группу мы включаем прежде всего *Arceuthobium oxicedri* и *A. occidentale* (рис. 8, *2*). Структура зрелых зародышей *Arceuthobium* неоднократно являлась объектом изучения (Johnson, 1888; Скробышевский, 1890; Pierce, 1905; Heinricher, 1915; Cohen, 1963, и др.). Результаты нашего анализа согласуются в основных чертах с результатами предыдущих исследований. В эту же группу должны быть также включены, вероятно, и зародыши *A. campylopodum* (Kuijt, 1960). У зародышей *Arceuthobium oxicedri* мы обнаруживаем (при сравнении их с зародышами *Viscum album*) явные признаки не только дифференциальной редукции семядолей и эпикотиля, но и общей редукции размеров зародыша. Заметно редуцирована и проводящая система (утрачены сосудистые элементы и т. п.). Тем не менее меристематическая зона с сосочковидной эмбриодермой в радикулярной области зародыша остается относительно развитой.

К третьему уровню специализации мы относим растения, зародыши которых в зрелых плодах полностью утратили эпикотиль и семядоли, но у которых еще отчетливо проявляется полярная дифференциация зародыша. В эту группу мы включаем изученный нами *Phrygilanthus*

longibracteatus и изученный Рейхе (Reiche, 1904) *P. aphyllus*. У зародышей растений этого уровня специализации сохраняется хорошо развитая специализированная меристема базальной области с характерными сосочковидными клетками эпидермиса.

Таким образом, и в сем. Ремнецветниковых более высокоспециализированные паразитные виды имеют более редуцированные зародыши. Эта тенденция еще раз подтверждает общую закономерность: усиление функциональной специализации цветковых паразитов ведет к усилению структурной редукции зародышей.

Сем. **Misodendraceae.** Монотипное семейство. Образ жизни и эмбриология *Misodendron* изучены очень слабо. Определенно установлено сходство *Misodendron* в способе чужеядности с представителями сем. Ремнецветковых (*Phoradendron*, *Eubrahion*) (Hieronimus, 1894). Строение зародыша *Misodendron linearifolium* очень своеобразно. Однако его эпикотилярно-семядольная область дифференцирована на уровне зародышей *Viscum album*.

Сем. **Rafflesiaceae.** Весьма высокоспециализированное семейство, представленное бесхлорофилльными, эндопаразитными видами. В функциональном отношении семейство изучено крайне недостаточно. Работы Уле (Ule, 1915), Хейнрихера (Heinricher, 1928), Ватанабе (Watanabe, 1935a) и Рау (Rauh, 1937) дают возможность в какой-то мере систематизировать основные особенности функциональной активности этих растений и наметить наиболее общие эволюционные тенденции.

Редукция листового фотосинтезирующего аппарата, интраматрикальное развитие, а также изофазность в развитии паразита и хозяина, обнаруженная у *Pilostyles* и *Mitrastemon* (Kuijt, 1969), являются очевидными свидетельствами весьма высокого общего уровня функциональной приспособленности этих растений к паразитному существованию. Для Раффлезиевых характерен, кроме того, сравнительно узкий круг растений-хозяев. У *Cytinus* обнаружены пять отчетливых физиологических рас, каждая из которых паразитирует на особой группе растений из рода *Cistus*. Эти расы различаются и некоторыми морфологическими признаками.

Выделить внутри сем. Раффлезиевых группы с отчетливыми различиями в функциональной специализации не удалось. Тем не менее низший для этой группы растений уровень редукции зародышей обнаружен у растений с наименее преобразованным (в направлении эндопаразитизма) способом развития спорофита. В пределах семейства мы выделяем три уровня структурной редукции зародышей. Первый уровень редукции представлен зародышами *Cytinus hypocistis*. Зародыш в зрелом семени *C. hypocistis* находится в состоянии малоклеточного глобулярного проэмбрио, в котором можно различить отдельные деления, направленные на дифференциацию дерматогена (рис. 8, *3*). Наши данные по строению зрелых зародышей *C. hypocistys* вполне совпадают с результатами его изучения предыдущими исследователями (Solms-Laubach, 1874b; Bernard, 1903). Полярная дифференциация у зародыша *C. hypocistys* не выражена. Все тело зародыша выполнено морфологически однородными паренхиматозными клетками.

Зародыши в зрелых семенах *Rafflesia arnoldii* (Brown, 1843; Solms-Laubach, 1874b), *R. patma* (Ernst, Schmid, 1913), *Apodanthes pringlei* (рис. 8, *4*), *A. caseariae* (Solms-Laubach, 1874b), *Pilostyles thurberi* (наши данные), *P. ingae* (Solms-Laubach, 1874a; Endris, 1902) и *P. haussknechtii* (Solms-Laubach, 1868, 1874a) представлены 8—12-клеточными образованиями. Своеобразие их строения заключается в том, что здесь не образуется типичных стадий квадрантов и октантов, хотя в соответствии с числом клеток зародыша мы должны были бы обнаружить именно эти стадии дифференциации. Зародыши этих растений представляют второй уровень редукции. Еще менее дифференцированы зародыши в зрелых семенах

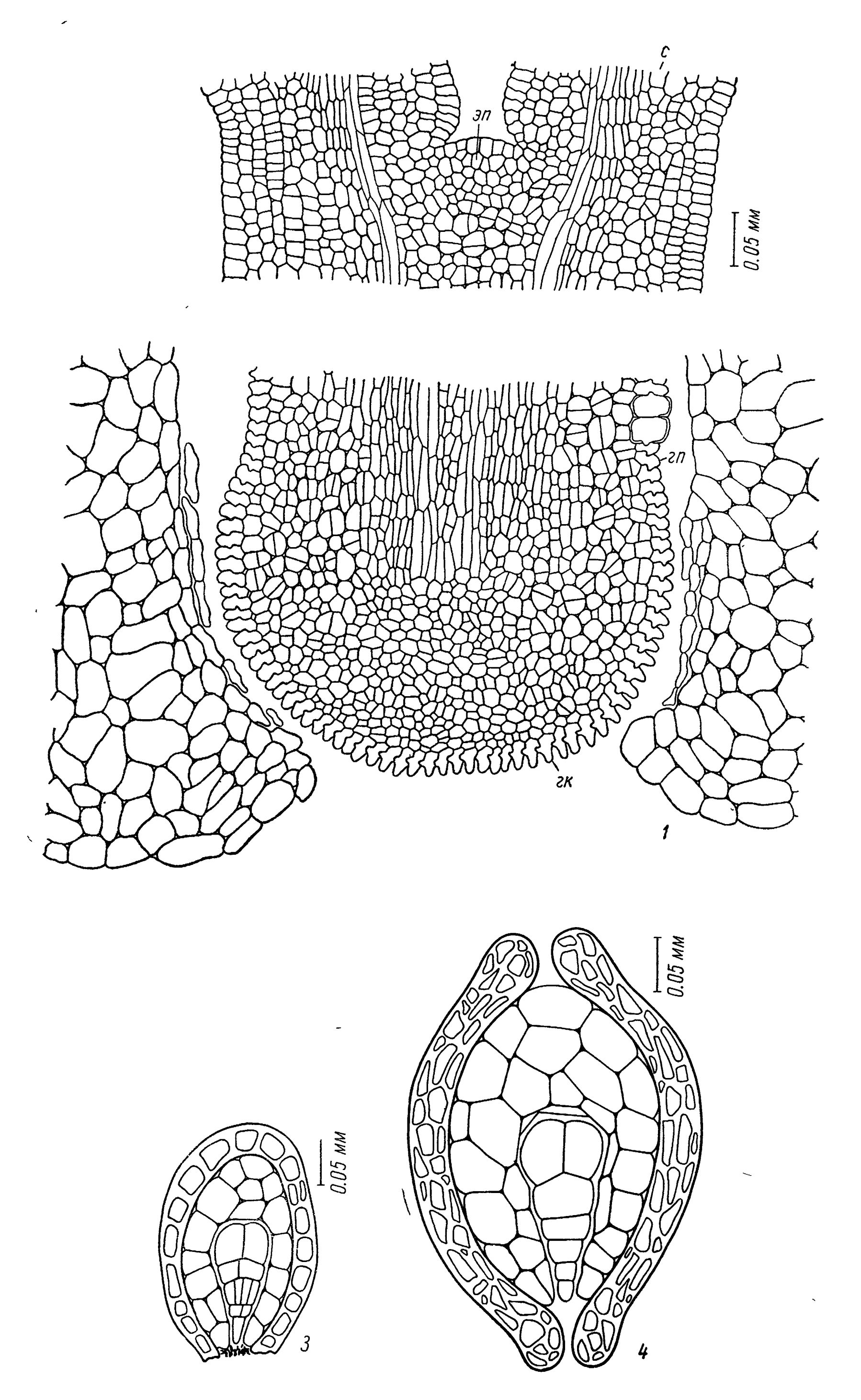


Рис. 8. Строение зародышей и эндосперма в зрелых семенах некоторых представи телей семейств *Loranthaceae* и *Rafflesiaceae*.

1 — *Viscum album*; *2* — *Arceuthobium oxycedri*; *3* — *Cytinus hypocistis*; *4* — *Apodanthes pringlei*. *эп* — эпикотиль; *гп* — гипокотиль; с — семядоля; *гк* — гаусториальные клетки (*3*, *4* — с семенной оболочкой).

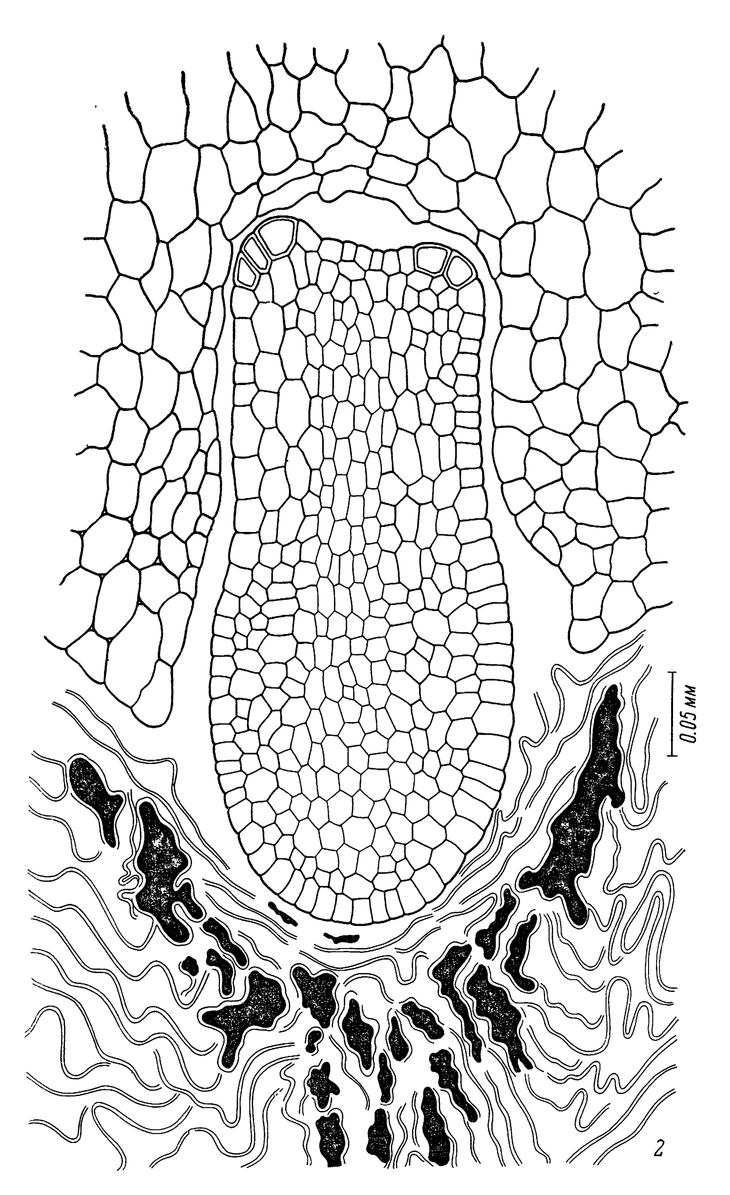


Рис. 8 (*продолжение*).

Mitrastemon yamamotoi (Watanabe, 1933). Здесь зародыш состоит всего из 4 клеток — типичная четырехклеточная стадия раннего проэмбрио. Общий высокий уровень редукции зародышей Раффлезиевых соответствует высокому уровню их функциональной специализации.

Сопряженное изучение строения зародышей в зрелых семенах и уровня функциональной специализации у паразитных растений с первой формой паразитизма позволяет прийти к следующим заключениям.

1. По мере эволюции паразитизма строение зародышей в зрелых семенах растений-паразитов закономерно обнаруживает все большую структурную редукцию.

2. Редукция зародышей происходит в двух направлениях: в направлении общей редукции клеточной массы зародышей и в направлении

избирательной (дифференциальной, частной) редукции отдельных зародышевых структур или некоторых их комплексов.

3. При переходе к паразитному образу жизни и его совершенствовании структурные изменения зародышей отстают на несколько порядков поколений от изменений функциональных.

4. Для зародышей растений с первой формой паразитизма характерна полная элиминация семядолей и эпикотиля и преобразование радикулы в гаусториальный орган на основе гистогенной редукции радикулярных структур.

ПОСЛЕСЕМЕННОЕ РАЗВИТИЕ И МЕТАМОРФОЗ У *OROBANCHE CRENATA* И *CYNOMORIUM SONGARICUM*

Как было показано выше, для эволюции зародышей паразитных цветковых характерны процессы редукции, приводящие к сокращению внутрисеменного периода развития зародыша. В далеко зашедших случаях (у *Orobanche*, *Balanophora*, *Cynomorium* и др.) зародыш перед прорастанием представлен стадией проэмбрио, и процессы завершения его морфогенетического развития (формирование основных органов, обеспечивающих вегетацию) отнесены здесь на послесеменной период развития. Именно изучение особенностей развития спорофита в послесеменном периоде дает ключ для понимания того факта, почему структурная редукция зародышей происходит у паразитных растений из разных таксонов, но с одним способом чужеядности удивительно однообразным способом.

Одной из основных особенностей прорастания высокоспециализированных паразитных растений с первой формой паразитизма является униполярное развитие проростка из базального полюса зародыша (проэмбрио).

Изучение дальнейших этапов онтогенеза высокоспециализированных паразитных покрытосеменных растений привело нас к заключению, что наиболее общей и характерной их особенностью является развитие с метаморфозом организации спорофита. Метаморфоз, т. е. более или менее кардинальное преобразование организации индивида в процессе его онтогенетического развития, известен до настоящего времени только у представителей животного царства. Известно также, что метаморфоз у представителей животного мира характеризуется прежде всего «превращением одной формы в другую, резко отличную» (Шмидт, 1951). Подобного рода превращения выражаются в изменении «внешнего вида и строения животного в послезародышевом развитии до достижения ими половозрелого состояния» (Павловский, 1960).

Морфогенетические преобразования, обозначенные Е. Н. Павловским как изменения в строении живых существ, означают по существу изменения таких основных аспектов структурной организации индивида, как полярность, симметрия, изменение характера, числа и соотношения частей и органов. Эти изменения обусловлены изменениями в направлении и активности морфогенетических процессов. К этим преобразованиям относятся и смена очагов развития (исчерпывание старых и заложение новых, вторичных меристематических зон, имагинальных дисков), и некроз соматических зон, исчерпавших свои морфогенетические потенции, с использованием освобождающихся биопродуктов для дальнейшего развития индивида. Важно отметить, что речь идет при этом не о преобразовании отдельных частей или органов индивида, но о принципиальной перестройке его организации в целом. Фактически при этом происходит полное замещение одного типа организации индивида другим.

Метаморфоз паразитных покрытосеменных растений, как и метаморфоз у животных организмов, также заключается в замене одного типа организации другим, принципиально отличным. Весьма существенны, на наш взгляд, для понимания явлений метаморфоза представления Берлезе

(Berlese, 1913; цит. по: Ежиков, 1929), развитые далее у нас И. И. Ежиковым (1929, 1936, 1939), а в Англии Иммсом (Imms, 1936). Согласно И. И. Ежикову (1929), основным и решающим фактором происхождения Holometabola необходимо считать более раннее вылупление зародыша из яйца, в результате которого личинка сохраняет в основном эмбриональную организацию (личинка есть свободноживущий зародыш, претерпевший обширные ценогенетические изменения).

Некоторые аспекты этих представлений были подвергнуты критике (Гиляров, 1949, 1957; Hinton, 1953, 1955), однако основное ядро теории (идея о гомологии зародыша и личинки) сохраняет свое значение и сегодня. Наши материалы подтверждают идею Берлезе—Ежикова—Иммса на примере паразитных цветковых растений. Конечно, конкретное морфогенетическое выражение явлений метаморфоза и признаков зародыша у «свободноживущих протосом» («личинок») спорофита паразитных растений может быть сколь угодно отличным от подобных явлений в мире Holometabola, однако в общебиологическом плане сходство способов эволюционных преобразований онтогенеза у животных и у паразитных цветковых совершенно очевидно.

В онтогенезе высокоспециализированных паразитных цветковых растений метаморфоз находит свое выражение прежде всего в переходе от униполярного к биполярному способу развития спорофита. Это явление происходит, естественно, на основе изменений в фундаментальных структурах, обеспечивающих то или иное течение морфогенетических процессов (Терёхин, Никитичева, 1968; Терёхин, 1968б).

Метаморфоз в онтогенезе животных всегда обусловлен более или менее резкими изменениями образа жизни в течение индивидуального развития. Часто это связано со сменой среды обитания, например с переходом от планктонного образа жизни к сидячему у губок, мшанок, кишечнополостных и асцидий, с переходом от наземного или водного образа жизни к воздушному у многих насекомых, с выходом из воды на сушу у амфибий, с переходом к паразитному образу жизни у многих червей, ракообразных, некоторых клещей и т. д. (Lameere, 1900; Мартынов, 1938; Snodgrass, 1944; Захваткин, 1949; Шванвич, 1949; Шмидт, 1951; Chen, 1955; Гиляров, 1957; Расницын, 1965; Токин, 1966, и др.). Изменения в образе жизни, связаны ли они с переходом к паразитизму или со сменой среды обитания, означают прежде всего изменения в функциональной активности организмов (Гиляров, 1957).

Общую картину функциональных и морфогенетических изменений, обусловленных переходом от автотрофного к паразитному существованию у покрытосеменных растений можно представить себе следующим образом. Как известно, по выходе из семени проросток автотрофного растения (например, *Verbascum*) переходит к самостоятельному, независимому от материнского растения, существованию, и в этот период его основная задача состоит в осуществлении вегетации, возможность которой обеспечивается, помимо прочего, и соответствующей структурной организацией. Вегетация у автотрофного растения реализуется посредством двух основных систем: корневой и стеблелистовой.

Иная картина предстает перед нами при анализе жизнедеятельности проростка высокоспециализированного паразитного растения. Вместо двух источников питания из почвы и воздушной среды проросток паразитного растения, перешедший к чужеядному питанию, имеет единственный источник пищевых материалов — растение-хозяина. Очевидно, что при этой ситуации биполярная организация растения приходит в противоречие с новым образом жизни. Вследствие дискретного распределения питающего субстрата (растений-хозяев) растение-паразит, выйдя из семени, осуществляет функции поиска и освоения питающего субстрата не сопряженно, что характерно для автотрофных растений, но последовательно: сначала идет поиск питающего субстрата, а затем его освое-

ние. И то и другое реализуется посредством одной структуры, поскольку источник питания один — растение-хозяин. Несомненно, что при этой ситуации биполярность организации биологически неоправданна.

Развитие зародыша-проростка специализированного паразитного растения в период поиска и освоения питающего субстрата (растения-хозяина) происходит униполярно. Поскольку, однако, для любого паразитного растения остается незыблемой необходимость полового воспроизведения и поскольку последнее осуществляется теми же функциональными и структурными средствами, что и половой процесс у автотрофных покрытосеменных растений, у растений-паразитов при наступлении половой репродукции должен происходить метаморфоз организации, возвращение ее к биполярной системе: органы половой репродукции—вегетирующая питающая система.

Таковы фундаментальные изменения, происходящие в функциональной и структурной организациях покрытосеменных растений в процессе эволюции паразитизма. В явлении метаморфоза, очевидно, мы находим как бы компромисс между необходимостью все более экономичного осуществления нового способа питания (в тканях растения-хозяина, униполярно) и необходимостью сохранения старого способа полового воспроизведения в воздушной среде (отсюда вторичное для онтогенеза становление биполярной организации).

Среди зоологов, изучающих эволюцию животных с метаморфозом, идея структурного преобразования онтогенеза под воздействием дивергенции в эволюции функций (образа жизни), обусловленной существованием в различных средах, находит вполне определенную поддержку (Snodgrass, 1944; Гиляров, 1957, и др.).

Каким же образом происходит послесеменное развитие высокоспециализированных паразитных растений в группе с первым способом паразитизма?

Интерес к изучению онтогенеза у паразитных растений из группы ксенопаразитов с первым способом чужеядности пробудился, по-видимому, в начале второй половины прошлого века, после того, как Шахт (Schacht, 1850) впервые правильно описал слабодифференцированные зародыши в зрелых семенах заразих. Он описал эти зародыши как овальные, сравнительно немногоклеточные образования без дифференциации на семядоли, радикулу, эпикотиль и гипокотиль. Тогда же Каспари (Caspary, 1854) впервые описал развитие проростка заразихи (*Orobanche ramosa*) на корнях конопли. Каспари отметил, что вначале у зародыша развивается базальный (корневой) полюс; несколько позже проросток значительно утолщается в месте внедрения в ткани корня растения-хозяина. На образовавшемся «клубеньке» прежде всего возникают дополнительные «корешки», и лишь вслед за этим в апикальной области клубенька появляются две первые чешуи, в которых Каспари признал запаздывающие в своем развитии семядоли.

Слабо дифференцированные зародыши и характерные бульбообразные проростки были вскоре обнаружены у других заразих (например, *Epifagus*), а также у паразитов из семейств *Balanophoraceae* и *Cynomoriaceae* (Hooker, 1855; Weddel, 1858—1861; Eichler, 1869).

Веддел (Weddel, 1858—1861) отчетливо показал, что у *Cynomorium coccineum* при прорастании развивается лишь базальный полюс слабодифференцированного зародыша, в то время как его апикальная область не обнаруживает сколько-нибудь заметных морфогенетических изменений. Дальнейшие исследования высокоспециализированных паразитных растений (в основном изучались представители сем. *Orobanchaceae* в связи с их практической значимостью) подтвердили униполярный характер развития молодых проростков этих растений (Koch, 1877b, 1887; Kusano, 1908; Heinricher, 1910; Juliano, 1935; Rauh, 1937; Бейлин, 1947a, 1968; Kadry, Tewfic, 1956a, 1956b).

Неясным оставалось происхождение и судьба стеблевого апекса (эпикотиля). Используя оригинальную методику, египетские исследователи Кадри и Тьюфик (Kadry, Tewfic, 1956a, 1956b) изучали проростки заразихи *Orobanche crenata*. Они пришли к выводу, что из базального (корневого) полюса зародыша заразихи в процессе прорастания развивается «трубкообразный орган» («germ tubelike organ»), по строению принципиально отличный от радикулы. Этот трубкообразный проросток проникает в ткани корня растения-хозяина и там формирует гаусториальный орган, а снаружи корня формируется «клубенек». В клубеньке эндогенно образуются апекс побега и многочисленные корнеподобные органы. К сожалению, эти выводы не были подкреплены анатомическими картинами, действительное морфогенетическое происхождение стеблевого апекса оставалось неясным.

В 1958 г. Креннер (Krenner, 1958) на примере *Orobanche* подтвердил представление Коха (Koch, 1878) о том, что эпикотиль дифференцируется из клеточных слоев зародыша, противоположных по своему положению тем, из которых развивается гаусторий.

В связи с существующими разногласиями мы избрали для изучения послесеменного развития высокоспециализированного паразитного растения с первой формой паразитизма тот же вид заразихи, который ранее был изучен Кадри и Тьюфиком, — *Orobanche crenata*. Использовав для получения проростков методику этих авторов, мы изучили (Терёхин, 1968б; Терёхин, Никитичева, 1968) поэтапно не только морфологию, но и анатомическое строение проростков (табл. III; рис. 9, *10*).

Зародыш в зрелом семени *O. crenata* представлен немногоклеточным глобулярным слабодифференцированным телом, в котором можно ясно различить лишь клетки эмбриодермы и основной меристемы (рис. 9, *1*). В зародыше можно также различить слабую полярную дифференциацию: клетки апикальной области зародыша несколько крупнее, чем базальной, размеры клеток уменьшаются постепенно.

С началом прорастания клетки базальной области проэмбрио *O. crenata* активируются под влиянием выделений из корней растения-хозяина и быстро пролиферируют (в основном за счет процессов направленного клеточного роста), образуя вскоре, по терминологии Кадри и Тьюфика, «трубкообразный проросток», в котором ни с какой стороны нельзя признать образование, анатомически или морфологически подобное первичному корню (радикуле). «Трубкообразный проросток, — отмечают Кадри и Тьюфик (Kadry, Tewfie, 1956a, стр. 279), — не может быть признан за радикулу, так как имеются большие различия в их анатомических и морфологических структурах. Он скорее подобен прорастающей трубке грибной споры». Действительно, анатомия проростка в этот период крайне проста. Он состоит из однородных тонкостенных, паренхиматозных клеток, без дифференциации на эпидермис или васкулярную ткань (рис. 9, *2*, *3*).

Трубкообразный проросток растет в направлении корня растения-хозяина. После контакта с корнем растения-хозяина клетки терминальной области проростка активно внедряются в ткани корня в направлении центрального цилиндра, в то время как ближайшая к корню часть проростка диффузно разрастается, образуя в конце концов «клубенек» (рис. 9, *4*, 10, *1—4*). Апикальная область проэмбрио, остающаяся в семени, далее не развивается, но ее клетки, выполнив гаусториальную функцию в эндосперме, в дальнейшем отмирают. Клетки апикальной области проэмбрио, выполняющие гаусториальную функцию, отчетливо различимы уже с самых первых этапов прорастания (рис. 9, *2*). Вслед за апикальной областью проэмбрио, после внедрения проростка паразита в ткани корня хозяина и образования клубенька, отмирает и средняя часть сомы проростка. Содержимое отмирающих клеток используется для построения клубенька-протосомы (рис. 10, *3*).

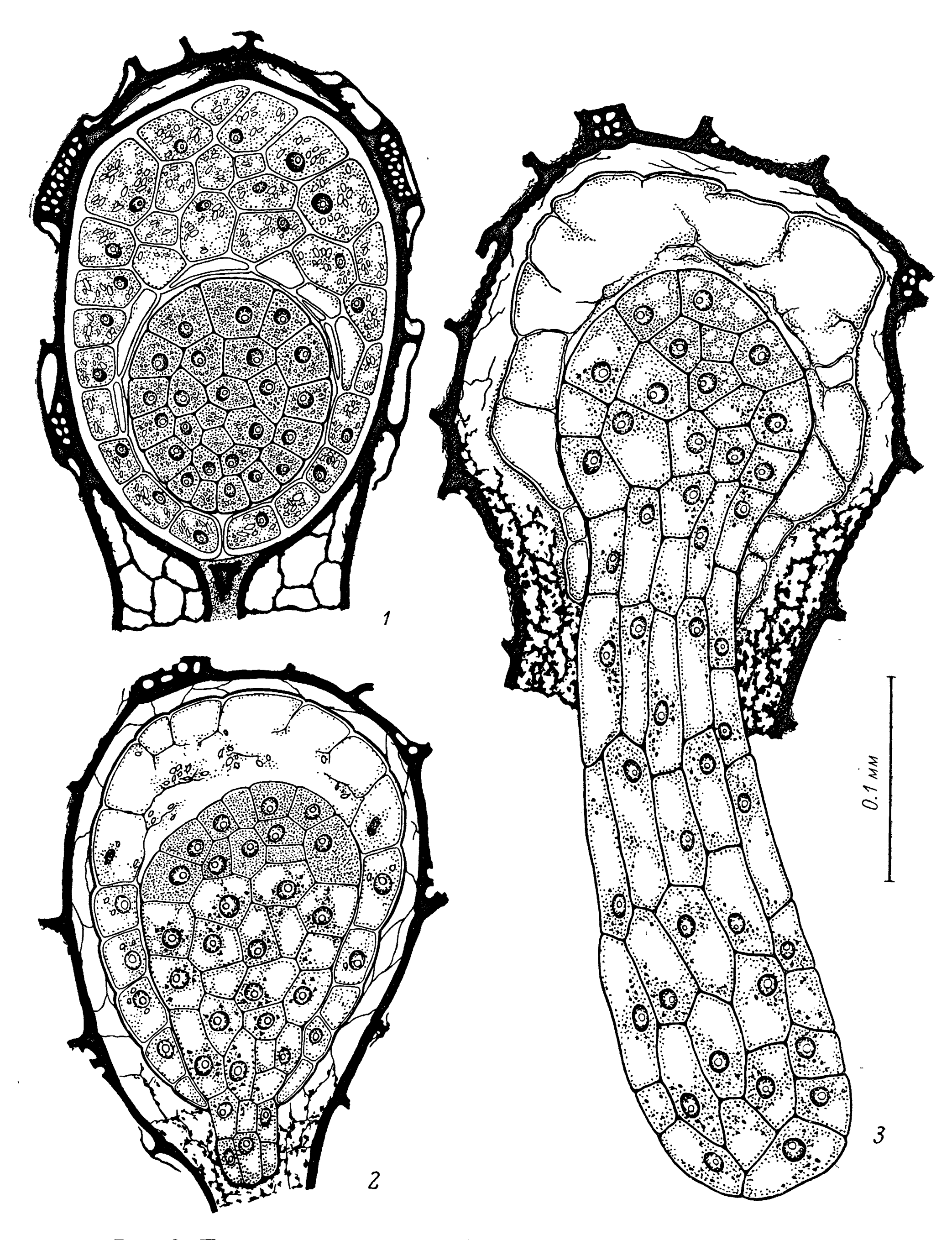


Рис. 9. Послесеменное развитие *Orobanche crenata* (сем. *Orobanchaceae*).

Первая фаза: *1* — зрелое семя; *2*, *3* — начало прорастания; *4* — внедрение в ткани растения-хозяина.

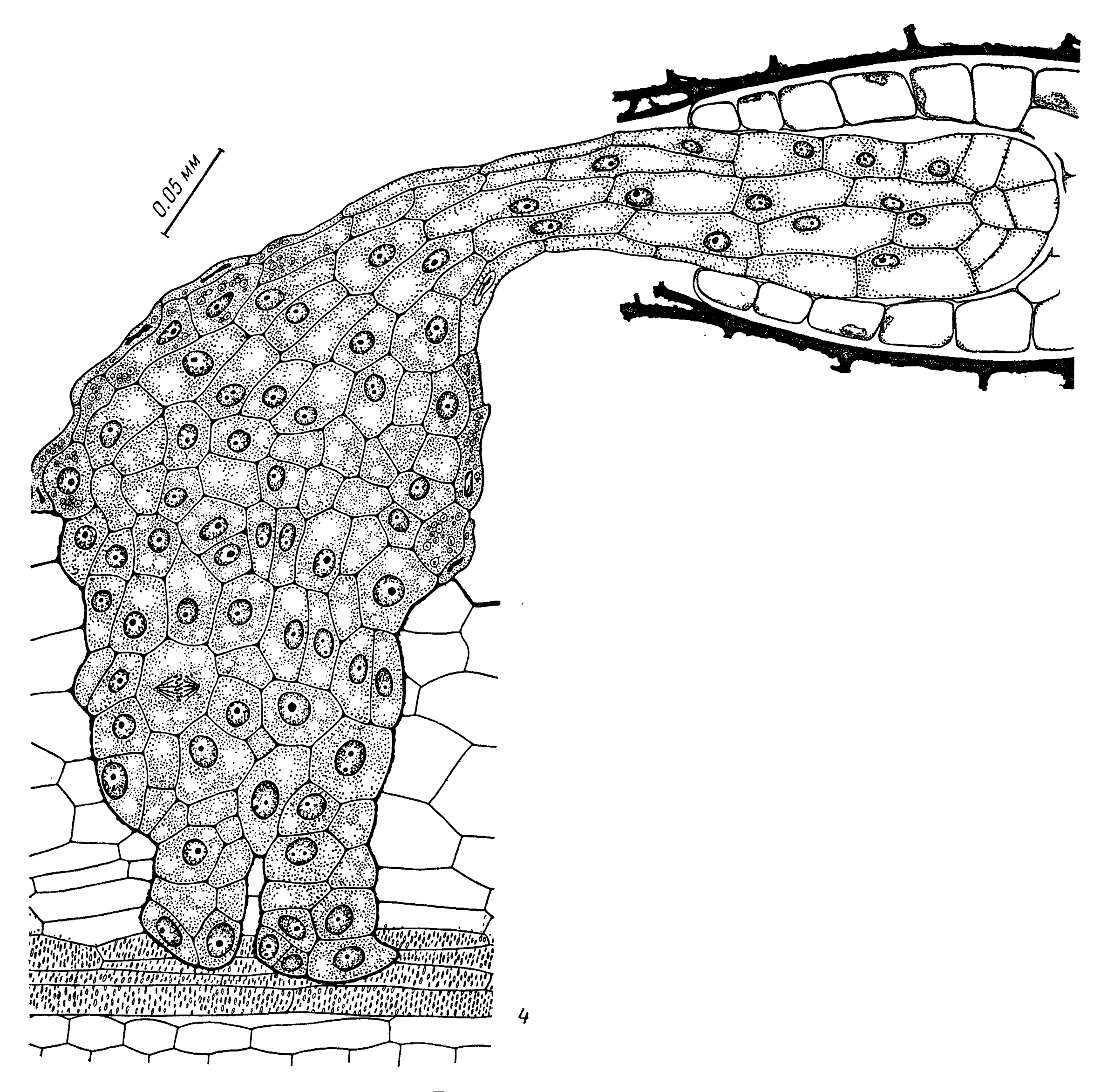


Рис. 9 (*продолжение*).

Из приведенных выше описаний, рисунков и фотографий достаточно ясно, что первоначальное развитие проростка (развитие внесеменной стадии зародыша, стадии протосомы) происходит униполярно: развивается только базальная область зародыша, в то время как его апикальная область утрачивает постепенно, начиная со времени прорастания, свое функциональное значение и отмирает.

Образование гаустория и клубенька — это морфогенетическое выражение процесса освоения пищевого субстрата и одновременно подготовка к выполнению очередной функциональной задачи — развитию воспроизводящей половой системы. На сравнительно ранней стадии развития клубенька («шишечки», «бульбы», «каллуса», по терминологии некоторых авторов) в его терминальной области эндогенно, под отмирающими остатками семени, можно наблюдать процесс возникновения сравнительно многоклеточного меристематического очага, формирующегося из однородных паренхиматозных клеток, составляющих тело протосомы (рис. 10, *1*, *2*). Этот очаг захва-

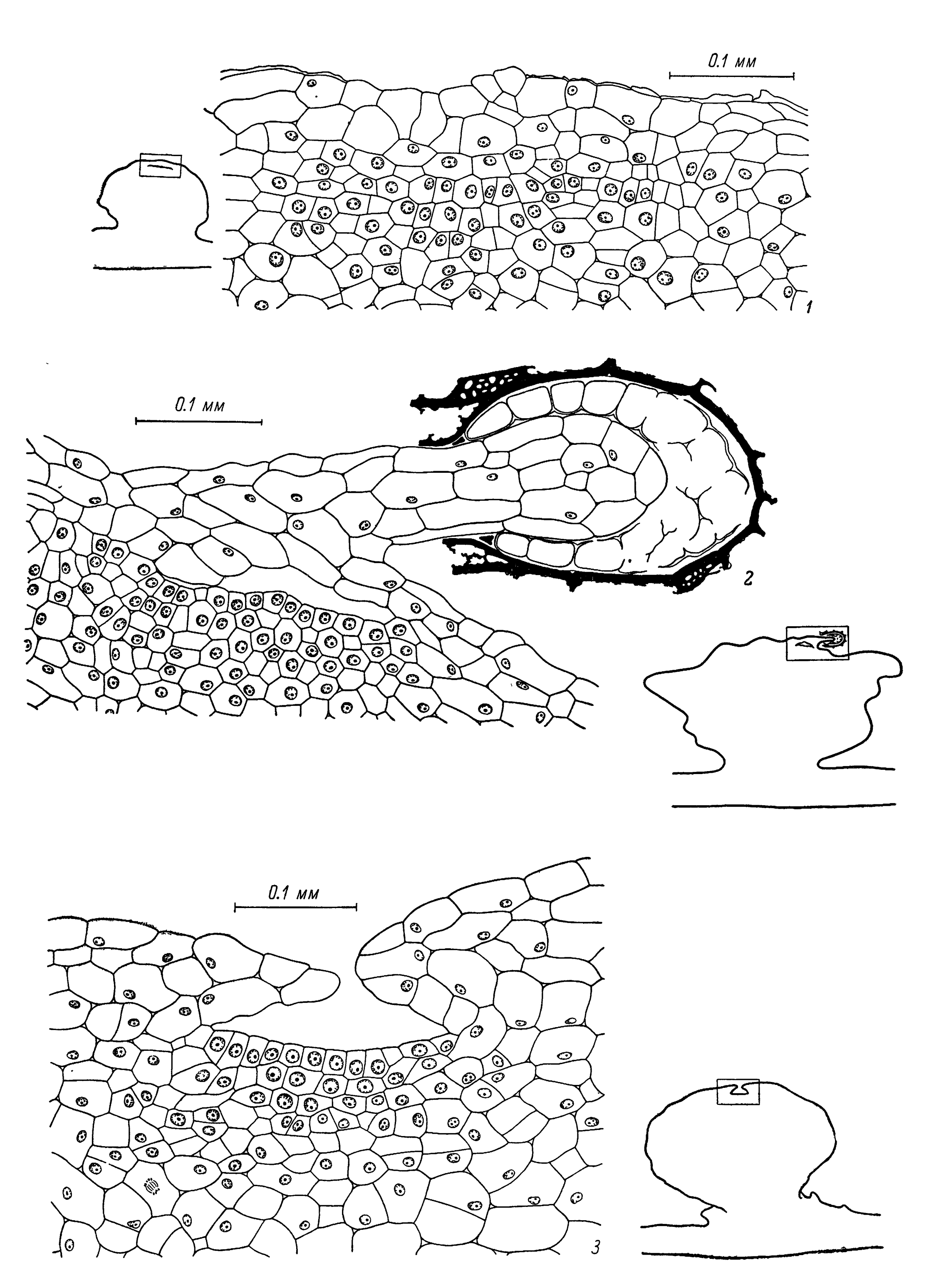


Рис. 10. Послесеменное развитие *Orobanche crenata* (сем. *Orobanchaceae*).
Вторая фаза: *1—5* — эндогенное образование апекса генеративного побега.

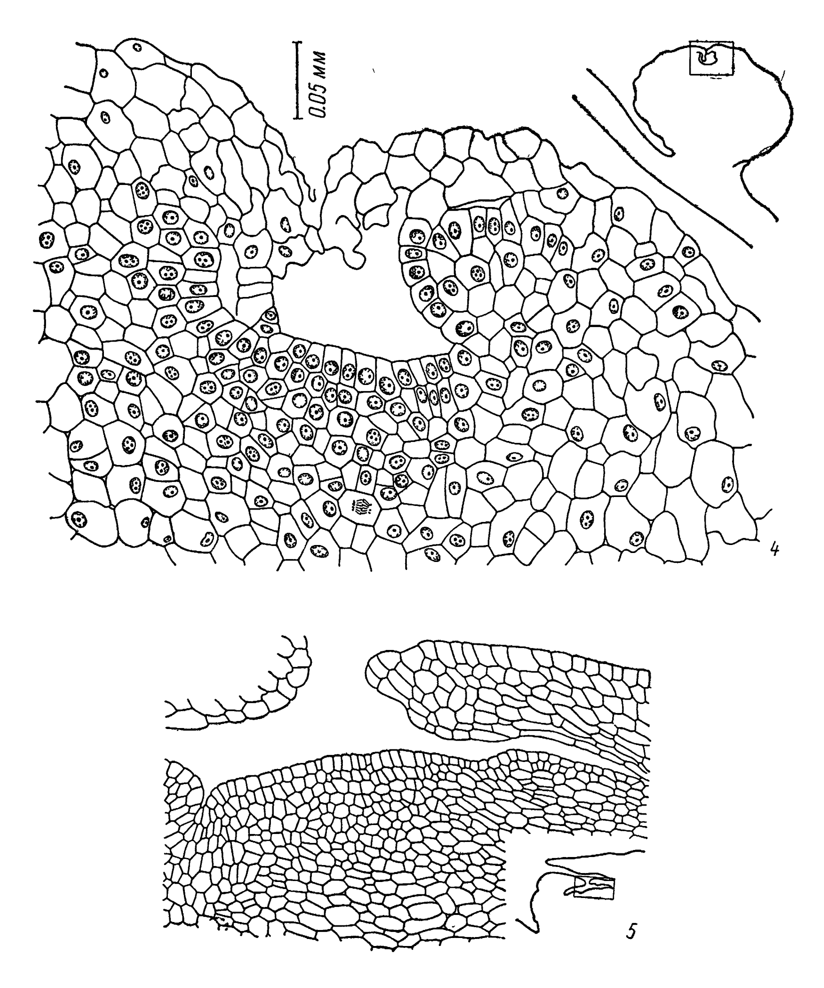


Рис. 10 (*продолжение*).

тывает вначале примерно 3—8 слоев клеток. Характернейшая черта этого процесса состоит в том, что эпидермальный слой клеток вновь возникшего меристематического очага вскоре резко отграничивается от остающихся кнаружи от него паренхиматозных клеток, содержимое которых быстро расходуется на построение структур вновь возникшего очага меристематической ткани (рис. 10, *1*, *2*). Напротив, внутренняя граница меристематического очага остается нечеткой: меристематические клетки постепенно переходят в паренхиматозные (рис. 10, *2—4*).

Довольно скоро происходит и пространственное отделение эпидермального слоя клеток меристематического очага от лежащих кнаружи паренхиматозных клеток. Образуется щель, по краям которой активно продолжается процесс меристематизации (рис. 10, *4*). Отдельные области, расположенные латерально от основного меристематического очага, разрастаются более активно; клетки в них, как мы уже отметили, становятся все более меристематическими. Проследив дальнейшее развитие меристематического очага, можно видеть, что если его центральная область развивается в дальнейшем в стеблевой апекс, то вышеупомянутые латеральные его выросты суть первые чешуи, прикрывающие этот вновь образующийся апекс генеративного побега (рис. 10, *5*). Таким образом, мы устанавливаем, что происхождение первых и следующих чешуй морфогенетически не гомологично. Возникает вопрос, можно ли назвать эти первые кроющие чешуи семядолями? Известно, что семядоли автотрофных

растений возникают в одно время со стеблевым апексом или несколько раньше из латеральных областей проэмбрио, в то время как настоящие листья — производные стеблевого апекса. В отличие от семядолей автотрофных растений чешуи, возникающие в протосоме *O. crenata* не выполняют ни гаусториальной, ни фотосинтезирующей, ни, вероятно, запасающей функции. Основная функция чешуй — предохранение стеблевого апекса от повреждений при прохождении побега через почву.

После сформирования стеблевого апекса клубенек представляет собой биполярное (побег—гаусторий) образование. Генеративных побегов, равно как и вторичных гаусториальных систем, в одной бульбе может возникнуть несколько. Как показал Рау (Rauh, 1937), зачатки генеративных побегов могут появиться в разных частях протосомы, но первый из них (на это ясно указывают наблюдавшиеся нами картины) дифференцируется, как правило, непосредственно под отмирающими частями трубкообразного проростка, а остальные — в прилегающих апикально-латеральных областях.

Почти одновременно с образованием зачатков генеративного побега, а иногда и несколько раньше в теле протосомы, в латеральных ее областях, возникают многочисленные вторичные протосомы, которые по своей внутренней структуре более подобны корням, нежели первичная протосома, но существенно от них отличаются отсутствием чехлика и корневых волосков. Некоторые исследователи как будто находили образования, подобные корневому чехлику, на этих вторичных протосомах заразих (Koch, 1887; Smith, 1904). Однако ряд других исследователей, особенно исследователи новейшего времени, говорят об отсутствии каких-либо структур, подобных чехлику (Worsdell, 1895; Chemin, 1920; Juliano, 1935; Kadry, Tewfic, 1956a). В пользу отсутствия чехлика свидетельствуют и наши наблюдения.

Основная функция вторичных протосом — вегетативное размножение. Приходя в контакт с корнями растения-хозяина, они образуют вторичные присоски-гаустории; питательные вещества, производимые этими последними, идут вначале, по-видимому, на питание основной протосомы, а затем на формирование вторичных каллусов. Весь процесс развития системы гаусторий—побег повторяется снова. Образование васкулярных тканей начинается в клубеньке довольно рано, одновременно с началом образования вторичных меристематических очагов. Васкулярная система клубенька уже в самом начале своего развития связывает меристематические центры с активно работающими клетками присоски (гаустория).

Подведем краткие итоги. Внутрисеменной период развития зародыша резко сокращен, он заканчивается на стадии позднего (глобулярного) проэмбрио. В первой послесеменной период развития (стадия «трубкообразного проростка» протосомы) проросток-протосома развивается униполярно из клеток базальной области проэмбрио, что наилучшим образом отвечает задаче поиска питающего субстрата (растения-хозяина), единственного источника пищевых ресурсов растения-паразита. Во второй послесеменной период развития (стадия «клубенька») происходит диффузное сферическое разрастание тела проростка-протосомы и затем возвращение к биполярной системе развития за счет возникновения вторичных меристематических очагов («имагинальных дисков»), из которых развиваются генеративные побеги.

Смена униполярного биполярным способом развития характерна и для других высокоспециализированных паразитных цветковых (рис. 11) Сравнив развитие какого-либо автотрофного растения (например, *Veronica*) и развитие *Orobanche*, нельзя не прийти к выводу, что характер морфогенетических процессов в онтогенезе *Veronica* столь же хорошо соответствует ее автотрофному образу жизни, сколь точно соответствует метаморфизованный онтогенез заразихи образу жизни высокоспециализированного паразита.

Описанные выше процессы морфогенеза в проростке-протосоме мы наблюдали и у другого представителя высокоспециализированных ксено-

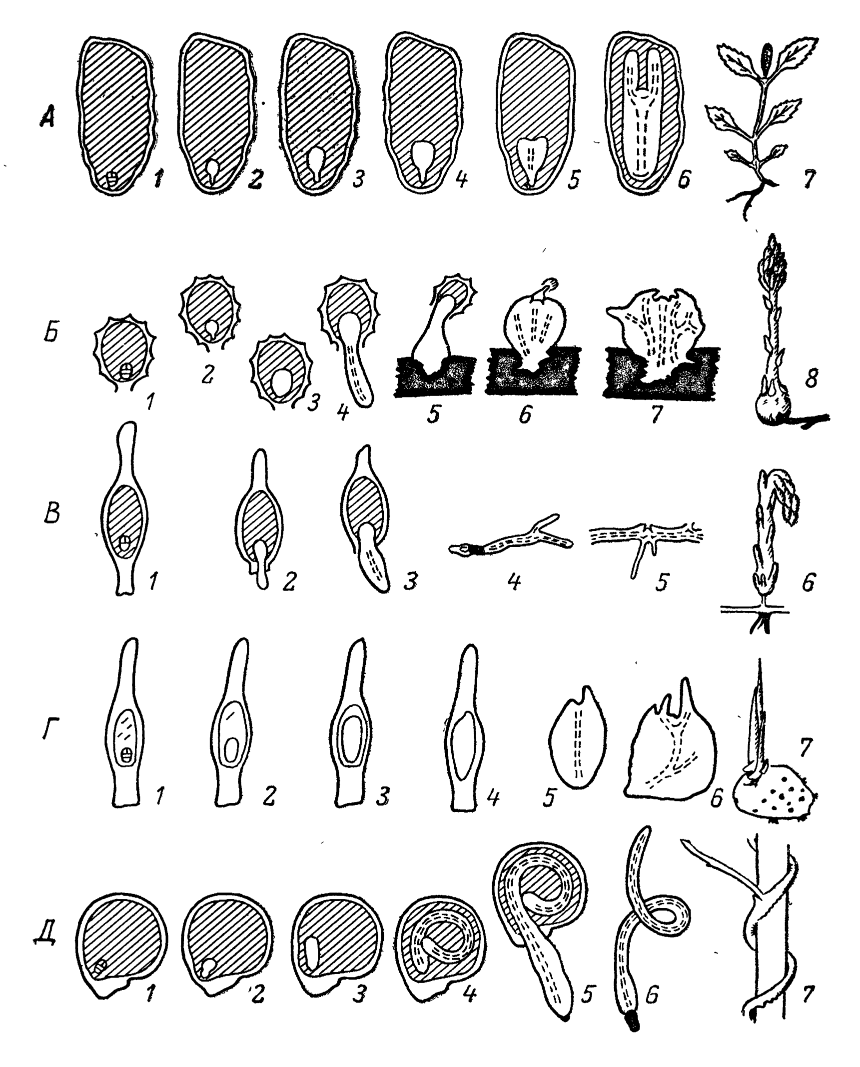


Рис. 11. Онтогенетическое развитие с метаморфозом у некоторых высокоспециализированных паразитных цветковых растений (схематизировано).

А — автотрофный *Verbascum thapsus*: *1—6* — внутрисеменное развитие зародыша; *7* — проросток. Б — *Orobanche crenata*: *1—3* — внутрисеменное развитие зародыша; *4, 5* — внесеменное униполярное развитие зародыша; *6, 7* — переход к биполярному развитию; *8* — проросток. В — *Hypopitys monotropa*: *1* — зрелое семя; *2—4* — внесеменное униполярное развитие зародыша; *5, 6* — проростки. Г — *Thunia marschalliana*: *1—4* — внутрисеменное развитие зародыша; *5, 6* — внесеменное униполярное развитие зародыша; *7* — проросток. Д — *Cuscuta europaea*: *1—4* — внутрисеменное развитие зародыша; *5, 6* — внесеменное униполярное развитие зародыша; *7* — проросток.

паразитов — у *Cynomorium songaricum*. Веддел (Weddel, 1858—1861) еще в прошлом веке показал, что зародыш-проросток *C. coccineum* развивается в период поиска растения-хозяина униполярно из базальной области зародыша. Изученные нами картины развития протосомы у *C. songaricum* показывают их принципиальное тождество с развитием протосомы у *Orobanche crenata*. Для *C. songaricum* также характерно заложение генеративного побега за счет образования эндогенных меристематических очагов (табл. IV, рис. 12).

ЭВОЛЮЦИЯ ПРОТОСОМЫ

Пути развития протосомы у паразитных цветковых с первой формой паразитизма могут быть довольно различны. Однако они имеют и одну общую черту: протосома всегда развивается из базального (корневого)

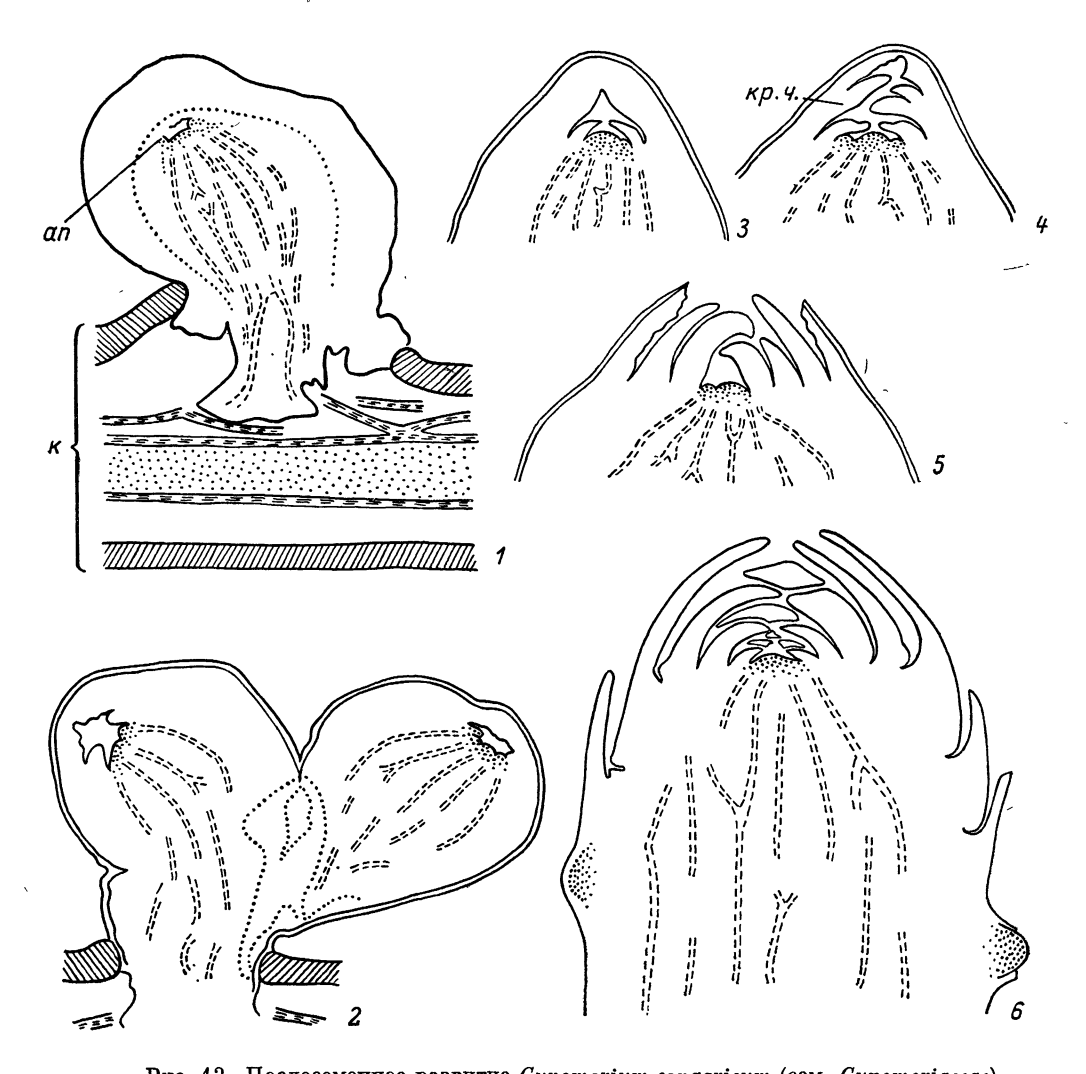


Рис. 12. Послесеменное развитие *Cynomorium songaricum* (сем. *Cynomoriaceae*).

1—6 — последовательные этапы эндогенного образования апекса генеративного побега. *ап* — апекс генеративного побега; *крч* — кроющие чешуи; *к* — корень растения-хозяина.

полюса зародыша. Это обстоятельство имеет важное значение, так как приводит к выводу о единой форме редукции зародышей у растений с одним способом чужеядности, с одной формой паразитизма. Сохранение морфогенетической активности базального полюса зародыша при полном угнетении такого рода активности на апикальном его полюсе — таковы основные черты этой формы редукции.

Рассмотрим некоторые вопросы эволюции протосом на примере конкретных паразитных семейств.

Становление протосомы у представителей сем. Норичниковых совпадает со временем завершения редукции фотосинтезирующего аппарата (рис. 13, *В*). У высокоспециализированных Норичниковых (*Harveya*, *Hyobanche*, *Striga orobanchoides*) представлены все основные (*А*, *В*, *С*) состояния протосомы (табл. 2). При этом *С*-протосома представлена в виде C^2-состояния (т. е. вегетативное размножение протосомы происходит здесь посредством образования вторичных *А*-состояний). Для понимания эволюции протосомы в сем. Норичниковых наиболее перспективно изучение онтогенеза у представителей рода *Striga*. Проростки *Striga euphrasioides* и *S. elegans* (Marloth, 1934; Tiagi, 1956) слабоспециализированные паразиты с биполярным

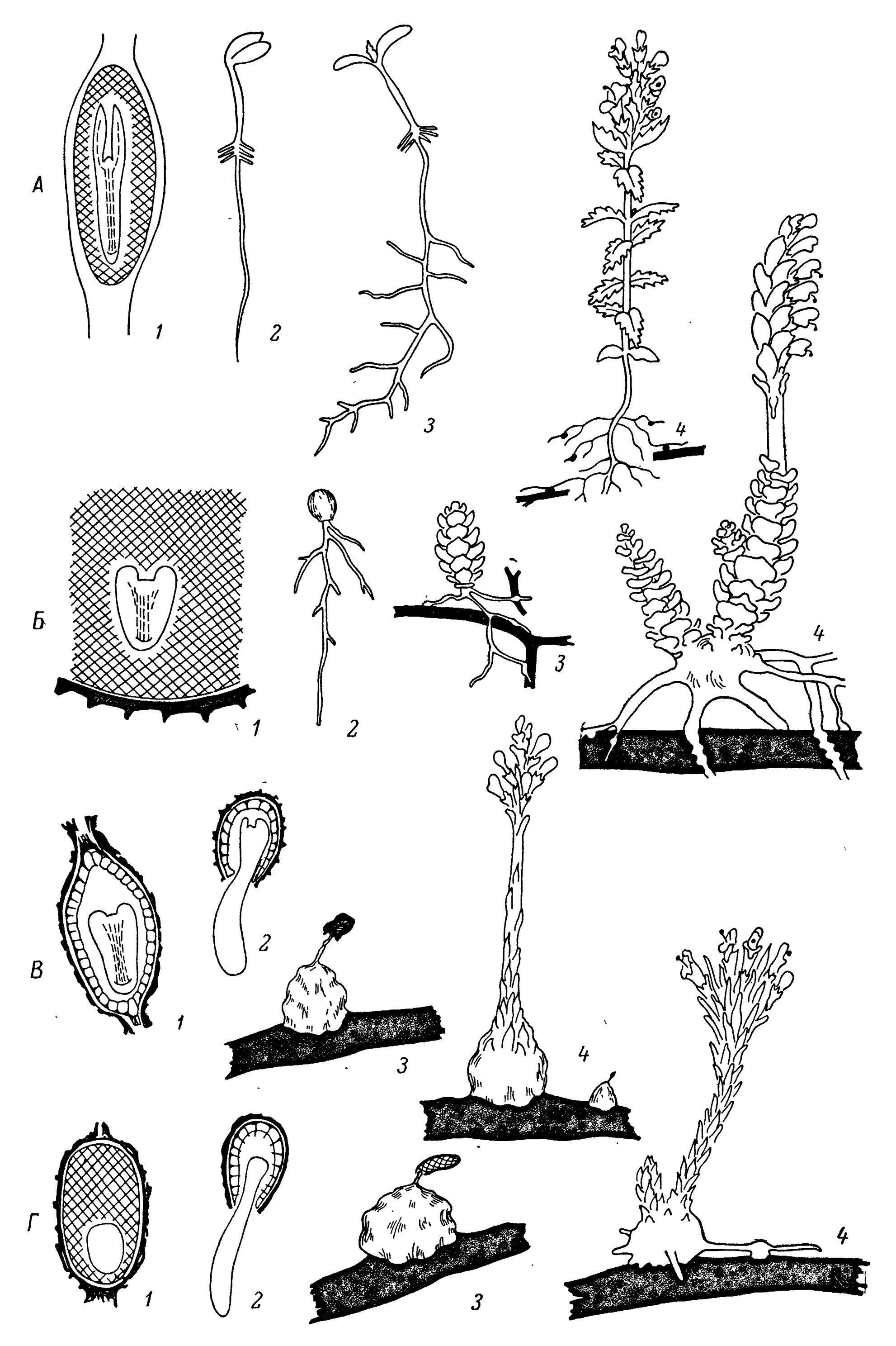


Рис. 13. Послесеменное развитие некоторых паразитных представителей сем. *Scrophulariaceae* с разной степенью морфогенетической адаптации к паразитному образу жизни (схематизировано).

А — *Euphrasia*; *Б* — *Lathraea*; *В* — *Striga orobanchoides*; *Г* — *Hyobanche*. *1* — зародыш в зрелом семени; *2*, *3* — проростки; *4* — цветущий побег.

способом развития. С другой стороны, у *S. orobanchoides* мы обнаружили вполне сложившееся типичное метаморфизованное развитие, сходное в своих основных чертах с метаморфозом *Orobanche crenata*.

Некоторые виды *Striga* дают примеры переходных форм. Марло (Marloth, 1932) отмечал, что добавочные корни из подземной части побега *S. lutea* участвуют в паразитизме, образуя присоски на корнях растений-хозяев. Мы обнаружили во множестве такие же корнеподобные образования на подземных частях старого побега *S. orobanchoides*. В то же время сам каллус (клубенек, *B*-состояние протосомы) у *S. orobanchoides* не несет на себе органов вегетативного размножения. Однако небольшого смещения времени заложения адвентивных корневых структур вполне достаточно, чтобы мы увидели перед собой типичную картину C^2-состояния протосомы характерную для многих Заразиховых и, вероятно, для *Harveya* и *Hyobanche*.

Несомненно, что возникновение клубенька как места накопления и хранения веществ необходимых для формирования генеративного побега является образованием de novo, не имеющим прецедента в предшествующей истории эволюции автотрофных Норичниковых. Идентификация стеблевого апекса, возникающего в клубеньках эндогенно, не представляет затруднений. Здесь нетрудно распознать адвентивную природу побега, закладывающегося в тканях клубенька. Таким образом, в процессе эволюции протосомы происходит de novo формирование клубенька и замещение (субституция) основного генеративного побега (развивающегося у автотрофных растений из эпикотиля) адвентивным, формирующимся вторично и эндогенно в тканях клубенька.

Процесс дифференциации генеративного побега, подобный тому, что был описан выше на примере *Orobanche crenata*, характерен, по нашим наблюдениям, и для *Striga orobanchoides*.

Мы уже отмечали несогласие исследователей в вопросе о судьбе апикального полюса зародыша у заразих. Так, Кох (Koch, 1887) вслед за Каспари (Caspary, 1854) утверждал, что семядоли и стебель проростка заразих развиваются из апикального полюса зародыша. Рау (Rauch, 1937) считал, что у *Orobanche speciosa* наблюдается обычное для семядольных растений развитие стеблевого полюса зародыша, тогда как у *O. hederae* апикальная область зародыша всегда отмирает и побеги развиваются адвентивно из тела клубенька (каллуса). Кадри и Тьюфик (Kadry, Tewfic, 1956a, 1956b) дали в общем правильное, но, к сожалению, очень неполное морфологическое описание первых этапов прорастания заразих. Креннер (Krenner, 1958) присоединился к точке зрения Коха, а Ранган и Рангасвами (Rangan, Rangaswamy, 1968) подтвердили данные Кадри и Тьюфика.

Детальное анатомическое исследование послесеменного развития заразих, проведенное нами на примере *O. crenata* (Терёхин, Никитичева, 1968) позволило дать более или менее полное представление об этой форме метаморфоза. То, что нам известно сегодня об уровне и особенностях дифференциации зародышей в зрелых семенах других Заразиховых и сведений (хотя и очень фрагментарных) об их послесеменном развитии, достаточно, по-видимому, для утверждения, что метаморфоз характерен для всех Заразиховых.

Очевидно, для всех заразих характерно отчетливое *A*-состояние протосомы, развивающейся из базального полюса зародыша. Существование *B*-протосомы подтверждено для всех исследованных к настоящему времени представителей семейства (Caspary, 1854; Koch, 1887; Wilson, 1904; Boeshore, 1920; Rauh, 1937; Бейлин, 1950a; Kadry, Tewfic, 1956a, 1956b; Терёхин, Никитичева, 1968, и др.).

Изменение *C*-состояния протосомы в пределах сем. Заразиховых весьма значительно. *C*-состояние протосомы является структурным выражением способа вегетативного размножения. В пределах семейства можно от-

четливо различить два пути осуществления этой задачи. В первом случае задача решается «почкованием» *B*-протосомы (т. е. заложением дополнительных меристематических очагов развития генеративных побегов). Эта тенденция намечается у некоторых видов *Orobanche* (*O. epithymum*) (табл. 2) и весьма выражена в родах *Conopholis*, *Epiphagus* и *Cistanche* (Wilson, 1904; Boeshore, 1920; Бейлин, 1950, и др.). Мы обозначаем такой способ развития как C^1-состояние протосомы.

Во втором случае задача вегетативного размножения осуществляется за счет образования вторичных *A*-протосом, т. е. преобразованных в гаустории корней, которые, выйдя из материнской *B*-протосомы, прикрепляются к телу хозяина и образуют новые, вторичные *B*-протосомы (Rauh, 1937; Kadry, Tewfic, 1956b; Терёхин, Никитичева, 1968). Этот способ развития, обозначаемый нами как C^2-состояние протосомы, характерен для *Orobanche crenata*, *O. hederae*, *O. ramosa*, *O. flava*, *Phelypaea coccinea*, *Aeginetia indica* (табл. 2). Модификацией и дальнейшим усовершенствованием этого способа развития может служить развитие интраматрикальной системы гаусториев у *Orobanche minor*, *O. rapum*, *O. hederae* (Rauh, 1937).

У *Phacellanthus tubiflorus*, с другой стороны, нами обнаружено типичное C^3-состояние протосомы, при котором задача вегетативного размножения реализуется за счет ветвления *A*-протосомы. В некоторых случаях (*O. epithimum* и др.) сопряженно развиваются две системы вегетативного размножения (Rauh, 1937).

Таким образом, для эволюции протосом Заразиховых характерны три самостоятельных направления.

Для всех представителей сем. Баланофоровых также характерно развитие зародышей-проростков (протосом) из базального полюса проэмбрио. *A*- и *B*-состояния протосомы хорошо выражены. В эволюции способов вегетативного размножения у членов семейства можно выделить две основные тенденции: развитие системы почкования (C^1-состояние протосомы) и системы ветвления *A*-протосом (C^3-состояние протосомы). Наиболее простые формы вегетативного размножения мы находим у представителей родов *Scybalium*, *Lathrophytum*, *Lophophytum*, *Ambrophytum*, *Sarcophyte* и *Mistropetalon*. У этих растений почкование *B*-протосомы выражено слабо.

Среди видов *Balanophora* мы находим такую, например, форму, как *Balanophora ungeriana*, которую Рау (Rauh, 1937) рассматривает в качестве переходной от *Orobanche hederae* к более специализированным видам *Balanophora* (*B. globosa*). Если у *B. ungeriana* дополнительные генеративные побеги возникают путем почкования только после развития главного, терминального (но адвентивного в сущности!) побега, то у *B. glodosa* все генеративные побеги образуются почти одновременно. *B*-протосомы обоих вышеназванных видов обнаруживают сильное развитие системы почкования. *B. elongata* не представляет собой, по-видимому, переходной формы к системам вегетативного развития *Langsdorffia* и *Thonningia*, как думает Рау (Rauh, 1937), мнение которого раньше разделяли и мы (Терёхин, Никитичева, 1968). По-видимому, правильнее говорить о параллельной, но относительно независимой эволюции систем вегетативного размножения этих растений в границах семейства.

Изучение послесеменного развития *Cynomorium songaricum* (*Cynomoriaceae*) показывает, что у этого паразита хорошо выражены все три (*A*, *B*, *C*) состояния протосомы. При этом вегетативное размножение происходит, как и у Заразиховых, за счет образования вторичных *A*-протосом (C^2-состояние протосомы). Можно заключить отсюда, что эволюция послесеменного этапа развития спорофита *Cynomorium* происходила в том же направлении и теми же способами, что и эволюция протосомы в сем. *Orobanchaceae*.

Строение зародышей в зрелых семенах *Pholisma* и *Lennoa* (*Lennoaceae*), строение самого семени и данные о характере развития спорофита после перехода к чужеядности (Britton, 1930; Schmucker, 1959b; Kuijt, 1966, 1967; наши наблюдения) свидетельствуют о том, что и здесь развитие паразита происходит из базальной области проэмбрио. Хорошо выражены *A*-, *B*- и C^2-состояния протосом. C^3-состояние протосом усложнено у *Lennoaceae* и *Hydnoraceae* явлением диморфизма вторичных протосом (Kuijt, 1969).

B-состояние протосомы у представителей сем. *Hydnoraceae* выражено очень слабо. Вегетативное размножение первичной протосомы основано, по нашим наблюдениям, на ветвлении *A*-протосомы. По способу вегетативного размножения протосомы представителей сем. *Hydnoraceae* близки к *Phacellanthus tubiflorus* из *Orobanchaceae*. Для проростков обоих растений характерны также частные анастомозы между отдельными ветвями протосомы.

Изучение послесеменного развития у представителей сем. Ремнецветниковых показало, что в семействе представлены как переходные формы от прямого автотрофного способа развития спорофита к метаморфизованному развитию специализированного паразитного растения, так и формы с метаморфизованным развитием. Сравнительно более полно послесеменное развитие в этой группе было изучено у *Viscum album* (Tubeuf, 1923; Rauh, 1937) и *Loranthus celastroides* (Mc Lückie, 1923). Вот как описывает прорастание *Viscum album* Тубеф (Tubeuf, 1923, стр. 465—466): «В ягоде *Viscum* лежит 1—4 зародыша. Каждый из них развивается самостоятельно. При прорастании гипокотиль выходит из остатка семени, изгибается к поверхности ветви растения-хозяина, к которой прикреплено так называемое семя (в действительности плод, — *Э. Т.*) и образует на корневом полюсе зародыша липкую „шайбу", которая крепко прикрепляется к подстилающей ветви. В это время у зародыша оба полюса фиксированы: вершина побега остается в прилипшей ягоде, а другой конец образован липкой „шайбой". В этом состоянии зародыш обычно перезимовывает. Следующей весной ему удается своим первичным гаусторием, который развивается из центральной части липкой шайбы, придти в контакт с проводящим пучком в тканях растения-хозяина. Тогда зародыш начинает выпрямляться. Он вытаскивает свой верхний конец из ягоды, или же поднимает последнюю вверх, поскольку она к тому времени теряет липкость. На освободившемся таким образом зародыше-проростке можно различить оба остатка семядолей и пару маленьких, лежащих накрест семядолям, первых листочков, расположенных непосредственно над семядолями или между ними. Летом эти первые листочки развертываются, иногда же перезимовывают в еще сложенном положении». На следующий год проросток развивает первые побеги из почек или обычно из одной почки, расположенной в пазухе первого листа.

Согласно Рау (Rauh, 1937), у юного растения *Viscum album* развивается в первый год только гипокотиль. На втором году закладываются стеблевые почки. Семядоли служат сосущими органами и к этому времени отмирают. Развитие стебля состоит в том, что первые почки, стоящие ближе всего к семядолям, образуют первые листья. На третий год развиваются побеги.

Мак-Люкки (Mc Lückie, 1923) также отметил отмирание семядолей и эпикотиля и развитие побегов из адвентивных почек у *Loranthus celastroides*.

Таким образом, у *Viscum album* и *Loranthus celastroides* мы обнаруживаем переходное состояние к развитию с метаморфозом. Хотя здесь и присутствуют развитые семядоли и эпикотиль, последний не функционирует обычным образом. Растения развиваются из адвентивных меристем. Базой для развития адвентивных структур являются ткани эпикотиля. Это еще не метаморфоз, но уже и не прямое биполярное развитие.

Следующая ступень эволюции послесеменного развития спорофита

Ремнецветниковых может быть прослежена на примере *Arceuthobium campulopodum*. Как отметил Коэн (Cohen, 1963, 1965), стеблевой апекс зародыша этого растения вполне рудиментарен и в процессе прорастания, после внедрения проростка в ткани растения-хозяина, отмирает вместе с остатками всей апикальной области проростка. Здесь перед нами пример типичного метаморфизованного способа развития. У *Phrygilanthus aphyllus* Рейхе (Reiche, 1904) также обнаружил отмирание всех экстраматрикальных частей проростка после внедрения паразита в ткани хозяина. Как видно, и здесь перед нами типичный случай метаморфизованного развития.

Говоря об эволюции различных состояний протосомы, мы должны отметить постоянное присутствие и прекрасную выраженность *А*-состояния протосомы, характерного для всех изученных представителей семейства. *В*-состояние протосомы вполне выражено только у немногих представителей семейства, не обладающих развитым аппаратом вегетативного размножения (табл. 2), например у *Viscum articulatum*. У видов с более или менее развитыми экстраматрикальными (*Loranthus micranthus*) или интраматрикальными (*Phrygilanthus aphyllus*) аппаратами вегетативного размножения *В*-состояние протосомы выражено слабо или вообще не выражено.

Для представителей сем. Ремнецветниковых характерно наличие двух систем вегетативного размножения протосомы: экстраматрикальной системы «воздушных корней» и интраматрикальной системы «коровых корней» («коровых лучей», «эндофитной системы»).

В сем. Ремнецветниковых можно наблюдать, по всей вероятности, лишь одну основную тенденцию в эволюции *С*-протосом — тенденцию к смене экстраматрикальной системы вегетативного размножения (устроенной по типу создания вторичных *А*-протосом) системой интраматрикальной (развитие эндофитной системы). К растениям, обладающим экстраматрикальной системой вегетативного размножения, из Ремнецветниковых можно, вероятно, отнести уже упомянутый выше *Loranthus micranthus*, а также в основном тропические растения *Oryctanthus ruficaulis*, *O. occidentalis*, *Phtirusa pyrifolia*, некоторые виды *Struthantus*, *Notothixos incanus*, *Lepidoceras aquamifer*, *Eubrahion ambiguum* и т. д. (Menzies, 1954; Thoday, 1956, и др.).

От переходных форм *Viscum articulatum* и *V. capense* через *V. orientale*, *V. cruciatum* и далее через *V. rotundifolium* со слабо развитой эндофитной системой, не производящей генеративных побегов, мы можем перейти к целой группе видов, у которых наряду с формированием адвентивного экстраматрикального побега из первичного клубенька-гаустория хорошо развит и аппарат интраматрикального распространения паразита и интраматрикальное же производство адвентивных генеративных побегов. Сюда относятся уже известный нам *Viscum album*, а также *V. crassulae*, некоторые виды *Loranthus* и, вероятно, также *Arceuthobium occidentale*, у которого первичные адвентивные побеги происходят из тела клубенька и далее *Korthalsella salicornioides* и *K. opuntia*.

Наряду с *Phrygilanthus aphullus* и *Arceuthobium minimum*, у которых экстраматрикально генеративные побеги вообще не образуются, а *В*-состояние протосомы еще более угнетено, мы встречаем у некоторых других представителей последнего рода (*A. minutissimum*, *A. americanum*) и систему изофазного развития паразита и хозяина (Reiche, 1904; Thoday, 1956; Schmucker, 1959b; Kuijt, 1960; Cohen, 1965, и др.). У других видов *Arceuthobium* (*A. douglasii*, *A. campylopodum*), а также у представителей других родов сем. *Loranthaceae* изофазного развития обнаружено не было (Kuijt, 1960). Способностью к изофазному развитию обладают только отдельные виды сем. Ремнецветниковых, принадлежащие к группе растений с наиболее развитой системой интраматрикального вегетативного размножения, т. е. наиболее специализированные растения.

Таким образом, общее направление эволюции послесеменного развития у Ремнецветниковых можно обозначить как тенденцию к усилению интраматрикальности и изофазности их развития.

Послесеменное развитие Раффлезиевых изучено еще недостаточно полно. Для всех исследованных видов характерен метаморфизированный способ послесеменного развития спорофита. По-видимому, для всех Раффлезиевых характерна инвазия в ткани растения-хозяина в почвенной или пограничной (на поверхности почвы) среде. Отсюда очевидно, что первичная инвазия всегда происходит в ткани корня. У *Cytinus* и *Bdallophyton* лучи соматической ткани редко распространяются в ткани побега, хотя их развитие, как и у других Раффлезиевых, протекает интраматрикально. По внешнему облику зрелый спорофит *Cytinus* более сходен с таковым, например, *Orobanche*, нежели со спорофитом других Раффлезиевых. Для *Cytinus* типичны хорошо развитые генеративные побеги, несущие мощное соцветие.

Для *Rafflesia* и, вероятно, также *Sapria* и *Brugmansia* (*Rhizanthes*) характерна полная редукция генеративного побега до цветка, интраматрикальное развитие и возможное, но не облигатное проникновение соматических лучей в ткани побега растения-хозяина (Schmucker, 1959b, и др.). Развитие этих паразитов происходит анизофазно с развитием их хозяев.

Для *Pilostyles*, *Apodanthes* и *Mitrastemon* типично облигатное интраматрикальное распространение соматических лучей паразита из тканей корней в ткани побегов, особенно в область апекса побега-хозяина. Для *Pilostyles* и *Mitrastemon* установлен изофазный тип развития паразита и хозяина (Kuijt, 1960, 1969). Для этих растений характерен прямой переход от *A*- к C^3-состоянию протосомы.

Изучение эволюции послесеменного периода развития спорофита паразитных цветковых с первой формой паразитизма позволяет прийти к следующим заключениям: 1) в результате прогрессирующей редукции зародышей при переходе растений к чужеядному питанию происходит смещение заключительных процессов эмбриогенеза на послесеменной этап развития спорофита; 2) это смещение обусловлено полным угнетением морфогенетической активности эпикотиля, вследствие чего внесеменное развитие спорофита связано с морфогенетической активностью исключительно базального полюса зародыша; 3) единообразное развитие протосомы из базального полюса зародыша, элиминация эпикотиля и семядолей свидетельствуют о единой форме редукции зародышей у всех растений с первой формой паразитизма; 4) в эволюции протосом отмечено несколько оригинальных направлений, что свитедельствует о различии воздействующих на их эволюцию эктогенетических факторов.

Гомологичность протосом у всех растений с первой формой паразитизма, помимо прямых наблюдений над прорастанием, хорошо подтверждается строением семени в целом. Характерное расположение редуцированного зародыша в семени растений, у которых изучалось прорастание (*Orobanche*, *Cynomorium*, *Striga orobanchoides*, *Viscum*, *Arceuthobium* и др.), строго повторяется у всех растений с первой формой паразитизма, у которых было исследовано строение зрелых семян.

ИЗУЧЕНИЕ ВНУТРИСЕМЕННОГО ПЕРИОДА ЭМБРИОГЕНЕЗА

Сравнительное изучение внутрисеменных стадий эмбриогенеза при знании степени и формы редукции позволяет ответить на вопрос о способах эволюционных морфогенетических преобразований.

Сем. **Scrophulariaceae.** Единство способа эмбриогенетического развития подтверждено для всех исследованных автотрофных и паразитных видов (Souèges, 1921, 1935c; Jyengar, 1940a, 1940b, 1940c, 1942a, 1942b,

1947; Raghavan, Srinivasan, 1941a, 1941b; Crété, 1948, 1950a, 1950b, 1950c, 1953, 1954a, 1954b, 1955, 1958; Berg, 1954; Tiagi, 1956; Arekal, 1963a, 1963b, 1963c, 1964; Никитичева, 1966, 1970; Никитичева, Терёхин, 1973, и др.). Рис. 14 и 15 иллюстрируют начальные этапы эмбриогенеза у автотрофных и паразитных представителей семейства. При обсуждении данных о начальных этапах эмбриогенеза в сем. *Scrophulariaceae* необходимо обратить прежде всего внимание на способ дифференциации гипофиза у этих растений.

З. И. Никитичева (1966, 1970), предприняв исследование эмбриогенеза Норичниковых (*Lathraea squamaria* и некоторых других видов), показала, что представление Джогансена (Johansen, 1950) и ряда других исследователей о том, что гипофиз у Норичниковых дифференцируется обычно посредством образования двух специфических клеток («линзовидной» и «часового стекла»), основано на недостаточно детальном анализе первых этапов эмбриогенеза. В действительности же способ образования гипофиза посредством заложения двух косых, взаимно перпендикулярных перегородок, который рассматривался Джогансеном как крайне редкое исключение из общего правила, должен быть признан единственным способом образования гипофиза у Норичниковых. Наши исследования эмбриогенеза *Rhynchocorys orientalis*, *Tozzia alpina* и *Melampyrum nemorosum* полностью подтвердили представления, развиваемые З. И. Никитичевой (рис. 16). Как видно из данных рис. 14, 15 и 16, первые этапы эмбриогенеза и способ дифференциации гипофиза едины у всех Норичниковых. Дифференциация гипофиза происходит всегда таким образом, как это было показано З. И. Никитичевой.

Рассмотрим подробно эмбриогенез автотрофного растения *Verbascum thapsus* (рис. 14). Среди основных особенностей эмбриогенеза этого растения следует упомянуть такие его черты, как характерное поперечное деление зиготы, Т-образную тетраду бластомеров, а также весьма обычные для покрытосеменных типичные стадии квадрантов и октантов. Дифференциация гипофиза у *V. thapsus* происходит способом, описанным ранее З. И. Никитичевой (1966) для *Lathraea squamaria*, т. е. посредством последовательного заложения в инициальной клетке гипофиза двух косых, взаимно перпендикулярных перегородок. Верхняя (линзовидная) клетка делится затем снова вертикальными перегородками на четыре доли, формируя таким образом «iec» — инициали периблемы, а клетка «часового стекла» дифференцируется в инициали чехлика корня.

Дифференциация гипофиза происходит примерно в тот же период, что и дифференциация эмбриодермы в клетках октантов. В период завершения дифференциации периблемы и плеромы начинается регионализация семядолей, т. е. возникновение морфологически выраженных примордиев семядолей. Это стадия «сердечка». На стадии «торпеды» дифференцируется зачаток стеблевого апекса (эпикотиль), который в зрелом семени морфологически выражен у зародыша в виде полусферы, лишенной зачатков первых листьев.

Эмбриогенез других автотрофных, а также и паразитных представителей сем. Норичниковых в своих основных чертах соответствует эмбриогенезу, описанному у *V. thapsus*. У изученных нами *Rhynchocorys orientalis*, *Melampyrum nemorosum* и *Tozzia alpina*, как и у *V. thapsus*, образуется Т-образная тетрада бластомеров, стадии квадрантов и октантов, дерматоген и гипофиз, периблема и плерома (рис. 16).

Арекал (Arekal, 1963a) описал несколько иной способ эмбриогенетического развития у *Melampyrum lineare*. Он придал этому большую филогенетическую значимость. Однако то обстоятельство, что на первых этапах развития, в период дифференциации гипофиза и далее (как об этом можно судить по рисункам автора), строение и способ развития зародыша *M. lineare* в общем соответствуют таковому у других Норичниковых (рис. 15), свидетельствует против выводов Арекала.

Вид	Стадия диады	Стадия тетрады	Стадия квадрантов	Стадия октантов	Образование гипофиза
Verbascum blattaria (по Souèges, 1935)	ca cb 3	m ci 4	q d f n, n' 6	d f n, n' 8	d f n, n' 13
Verbascum thapsus (по Никитичевой, 1970)	ca cb 2	ca(2) m ci 3		5	d f n, n' 6; d f n, n' 7; 8; 12
Alonsoa caulauliata (по Crété, 1950)	ca cb 1	ca(2) m ci 2	q d f n, n' 3	l l' d f n, n' 4	5; 7; h iec 8; iec h 10; 11
Mimulus moschatus (по Crété, 1964)	ca cb 12	ca(2) m 13	q m n, n' 14	d f 16	19; 24
Veronica arvensis (по Souèges, 1921)	1	m ci 4	q m n, n' 5	d f n, n' 7	12; 15; 16
Veronica longifolia (по Tiagi, 1968)		d f ci	q d f	d f ci	
Veronica serpyllifolia (по Arekal, 1966)	ca cb 44	46	q m n, n' 49	d f ci 51	l l' iec ico 55; ico iec 59
Erinus alpinus (по Crété, 1954)	ca cb 19	m ci 20	q	l l'	l l' h=d n, n' 23; 26

Рис. 14. Начальные и средние стадии эмбриогенеза некоторых автотрофных представителей сем. *Scrophulariaceae*.

Вид	Стадия диады	Стадия тетрады	Стадия квадрантов	Стадия октантов	Образование гипофиза
Digitalis purpurea (по Crété, 1953)		m ci 14	q d f ci 15	l l' d f n, n' 17	de 21; l l' pe pl de h 22
Chelone glabra (по Arekal, 1963)	ca cb		66	l l' m ci 69	iec ico f 72; iec 73
Collinsia bicolor (по Crété, 1958)	ca cb 20	ca m ci 21		m 22	23; pl pe de iec
Nёmesia melissaefolia (по Crété, 1950)	ca cb		q d f ci	os oi m n n'	d f 19; iec 21
Nemesia floribunda (по Crété, 1950)		m ci 5	q 6	os oi m 7	9; 11
Mimulus ringens (по Arekal, 1965)	ca cb 60	62	q 63	d f n, n' 66	iec ico n n'; 76; 77
Ilisanthes parviflora (по Raghavan, Srinivasan, 1941)	ca cb 29	32		33	34
Chaenostoma foetidum (по Crété, 1948)	ca cb 5	ca(2) m ci 6		d f n, n' 7	pe pl iec 10
Mimulus tigrinus (по Guilford, Fisk, 1951)					

Рис. 14 (*продолжение*).

Вид	Стадия диады	Стадия тетрады	Стадия квадрантов	Стадия октантов	Образование гипофиза
Orthocarpus luteus (по Arekal, 1963a)	ca cb 111		q m n, n' 3	l l' d f n, n'	ico de iec f ci 115; pe pl ico f n, n' 117; iec ico 118
Euphrasia arctica (по Arekal, 1963a)	ca cb 54	ca(2) m ci 55	q ci 57	l l' 63	iec ico 67; ico 68; pe pl de 69
Striga euphrasioides (по Tiagi, 1956)	54	m 57	60	66	70; 71
Pedicularis sylvatica (по Berg, 1954)	ca cb 3	m ci 7	q d f n p, p' 1	3	1; 3; 4; 6
Gerardia pedicularia (по Arekal, 1964)	ca cb	ca(2) m n, n'	q	l l' m n, n'	de pl h; ico iec
Striga orobanchoides (по Tiagi, 1956)		72	73	77	83; 86
Melampyrum lineare (по Arekal, 1964)	ca cb 170	m ci 171	q m n, n' 173	l, l' m n o p 175	l l' pe pl 180
Bartsia alpina (по Никитичевой, 1970)		ca(2) m ci 3		5	7; 8; 9; 10
Lathraea squamaria (по Никитичевой, 1970)	ca cb 2	ca(2) m ci 3	q m(2) n, n' 5	l, l' m(2) n, n' 7	9; 10; 11; 12

Рис. 15. Начальные и средние стадии эмбриогенеза некоторых паразитных представителей сем. *Scrophulariaceae*.

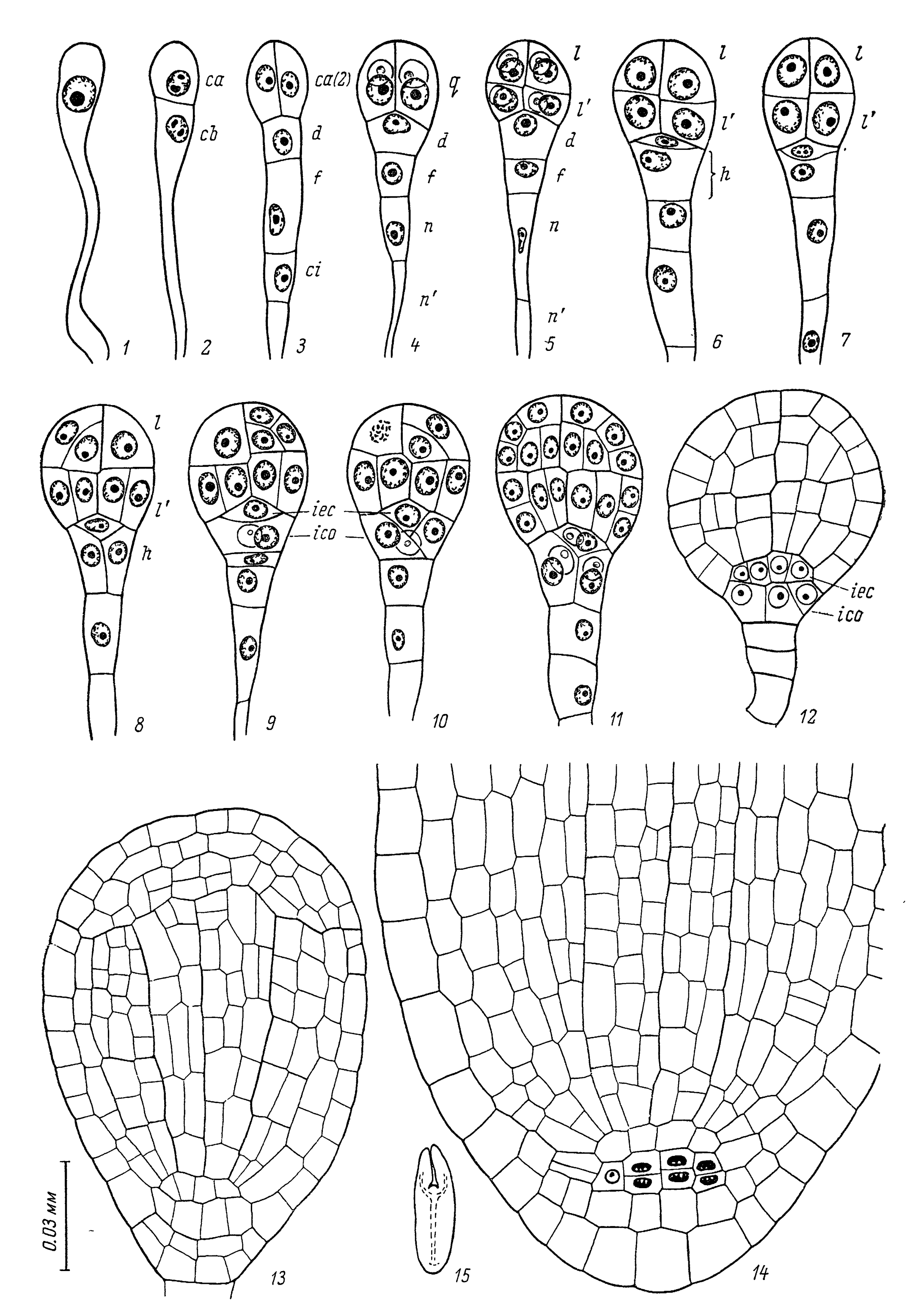


Рис. 16. Эмбриогенез *Tozzia alpina* (сем. *Scrophulariaceae*).

1—15 — последовательность стадий. *ca* — апикальная клетка проэмбрио; *cв* — базальная клетка проэмбрио; *иниц* — инициали центрального цилиндра; *инч* -- инициали корневого чехлика.

Вид	Стадия диады	Стадия тетрады	Стадия квадрантов	Стадия октантов	Образование гипофиза
Cistanche tubulosa (по Tiagi, 1952)	58	60	61		64, 65, 67, 68
Conopholis americana (по Tiagi, 1965)	34	35	36		39
Epiphegus virginiana (по Cooke, Shively, 1904)	12	15			16
Christisonia subacaulus (по Worsdell, 1895-1897)	24				26, 30 I, 33 II, 34
Orobanche hederae (по Koch, 1887)					34
Orobanche hederae (по Crété, 1955)		m, ci; 1	q, d, f, ci; 2	l, l', d, f, ci; 4; h, d, f; 3	de, l', d, h, ci, f; 6; l, de, l', h, f; l, l', h; 7
Orobanche cernua (по Tiagi, 1959)	66	cm, ci; 68	d; 72	74	75, 76, 77

Рис. 17. Начальные и средние стадии эмбриогенеза некоторых представителей сем. *Orobanchaceae*

Вид	Стадия диады	Стадия тетрады	Стадия квадрантов	Стадия октантов	Образование гипофиза
Aphyllon uniflorum (*Orobanche uniflora*) (по Smith, 1904)		4		5	
Aphyllon uniflorum (*Orobanche uniflora*) (по Cassera, 1935)					
Orobanche pallidiflora (по Никитичевой, 1970)	2	3	4	7	11 (9) 13 (10)
Aeginetia indica (по Juliano, 1935)	72	73	74	75 76	78
Aeginetia indica (по Tiagi, 1951)				74	

Рис. 17 (*продолжение*).

У сравнительно слабоспециализированных паразитных видов, таких как *Euphrasia arctica* (Arekal, 1963a), *Tozzia alpina*, *Rhynchocorys orientalis* и других, сходство эмбриогенезов между собой и с непаразитными Норичниковыми может быть прослежено на всех стадиях развития зародыша — от зиготы до зрелого семени (рис. 15, 16). У названных растений сформированные зародыши имеют все основные органы и ткани, которые характерны для зародышей автотрофных Норичниковых: семядоли с васкулярным пучком в них; эпикотиль, иногда с примордиями первых листьев, как у *Rhinanthus* или *Tozzia*; гипокотиль с отчетливо выраженным васкулярным пучком, радикулу с чехликом и инициалями периблемы и плеромы; ткань эмбриодермы.

Таким образом, эмбриогенез слабоспециализированных паразитных Норичниковых во всех особенностях соответствует эмбриогенезу автотрофных представителей семейства.

Сравнение эмбриогенеза автотрофных и слабоспециализированных паразитных Норичниковых с эмбриогенезом переходных и высокоспециализированных паразитных растений из того же семейства, таких как *Striga orobanchoides* (Tiagi, 1956) и *Lathraea squamaria* (Никитичева, 1966, 1970), показывает, что при сходстве эмбрионального развития на первых этапах зародыши слабоспециализированных и высокоспециализированных Норичниковых различаются уровнями дифференциации (по состоянию в зрелом семени).

Отсюда следует единственно возможный вывод, что редукционные изменения зародышей Норичниковых происходят путем элиминации конечных этапов развития той или иной эмбриональной структуры. Следуя

терминологии А. Н. Северцова (1949), мы можем сказать, что редукция структур зародышей происходит путем последовательной терминальной аббревиации. Эта последовательность, постепенность редукции отчетливо видна в строении зародышей в семенах растений-паразитов с разной степенью специализации (см. рис. 3 и 4).

Сем. **Orobanchaceae.** Изученные представители семейства характеризуются сходством способа эмбриогенеза не только между собой (рис. 14, 18), но и с представителями сем. Норичниковых (Cassera, 1935; Tiagi, 1950, 1951b, 1952a, 1952b, 1956, 1963; Crété, 1955; Терёхин, 1966, 1973; Никитичева, 1970, и др.).

Эмбриогенез, строение и степень развития зрелых зародышей у *Cistanche tubulosa* и у *Striga orobanchoides* в общем идентичны. В связи с этим мы можем считать, что оба эти растения находятся примерно на одном уровне эволюционных преобразований. Однако сравнение эмбриогенезов *S. orobanchoides* и *C. tubulosa* с эмбриогенезом других заразих (*Phelypaea coccinea*, *Orobance colorata*, *O. purpurea* и *Phacellanthus tubiflorus*) показывает, что при общности начальных и промежуточных этапов эмбриогенеза зародыши *Phelypaea*, *Orobanche*, *Phacellanthus* имеют меньшую дифференцированность в зрелом состоянии (не всегда полную дифференциацию периблемы и плеромы, меньшее число клеток в этих тканях и в эмбриодерме). Очевидно, здесь имеет место следующая ступень эволюционного недоразвития, вызванного элиминацией завершающих стадий развития. Модус последовательной терминальной аббревиации отчетливо проявляется и на этом этапе эволюционных преобразований.

У последнего звена эволюционного ряда Заразиховых, у *Aeginetia indica*, мы обнаруживаем крайнюю степень редукции зародыша (рис. 6, *6*). Джулиано (Juliano, 1935) и Тиаги (Tiagi, 1952b) отметили в отношении *Aeginetia*, что после стадии Т-образной тетрады бластомеров здесь нельзя обнаружить характерных фигур квадрантов и октантов, не образуется гипофиз, не дифференцируется периблема и плерома. Вместо этого у *Aeginetia* можно видеть более простые вариации дробления, прямым путем приводящие к становлению структуры глобулярного зародыша, образованного из меньшего, чем у предыдущих видов, числа клеток, при весьма слабой дифференциации эмбриодермы (рис. 17).

Тиаги (Tiagi, 1952b) на основании того, что суспензор *Aeginetia* также имеет редуцированное развитие и состоит всего лишь из одной клетки, счел возможным трактовать эмбриогенез *Aeginetia* в отличие от эмбриогенеза остальных Заразиховых, как эмбриогенез типа *Caryophyllad*. Однако вся совокупность признаков эмбрионального развития *Aeginetia* свидетельствует против такого заключения, особенно в связи с значительной вариацией числа дериватов от *cb*, обнаруженных нами и у других заразих (Терёхин, 1966).

Весьма существенно и то обстоятельство, что эмбриогенез *Aeginetia* и на средних этапах весьма вариабелен. Однако ослабление жесткой детерминированности эмбриогенеза, связанное, очевидно, с утратой строгой гистологической организации в период созревания семени, можно наблюдать не только у *Aeginetia*, но и у других Заразиховых (правда, на более поздних этапах эмбриогенеза). У Заразиховых это явление обычно выражается в нарушении правильного дробления этажа *l* при дифференциации эмбриодермы. Создается впечатление, что в эмбриогенезе Заразиховых дифференциация этажа *l* (в противоположность таковой у Норичниковых) не подчинена сколько-нибудь жесткому контролю со стороны генотипа и совершается с высокой степенью вариабельности. У *Aeginetia* явление ослабленной детерминированности распространяется на более ранние этапы эмбриогенеза и проявляется уже на стадии квадрантов.

Можно думать, что состояние ослабленной детерминированности всегда предшествует процессам редукции. Г. А. Левитский (1924—1925, стр. 116), изучив редукцию половых органов у спаржи, объяснил значи-

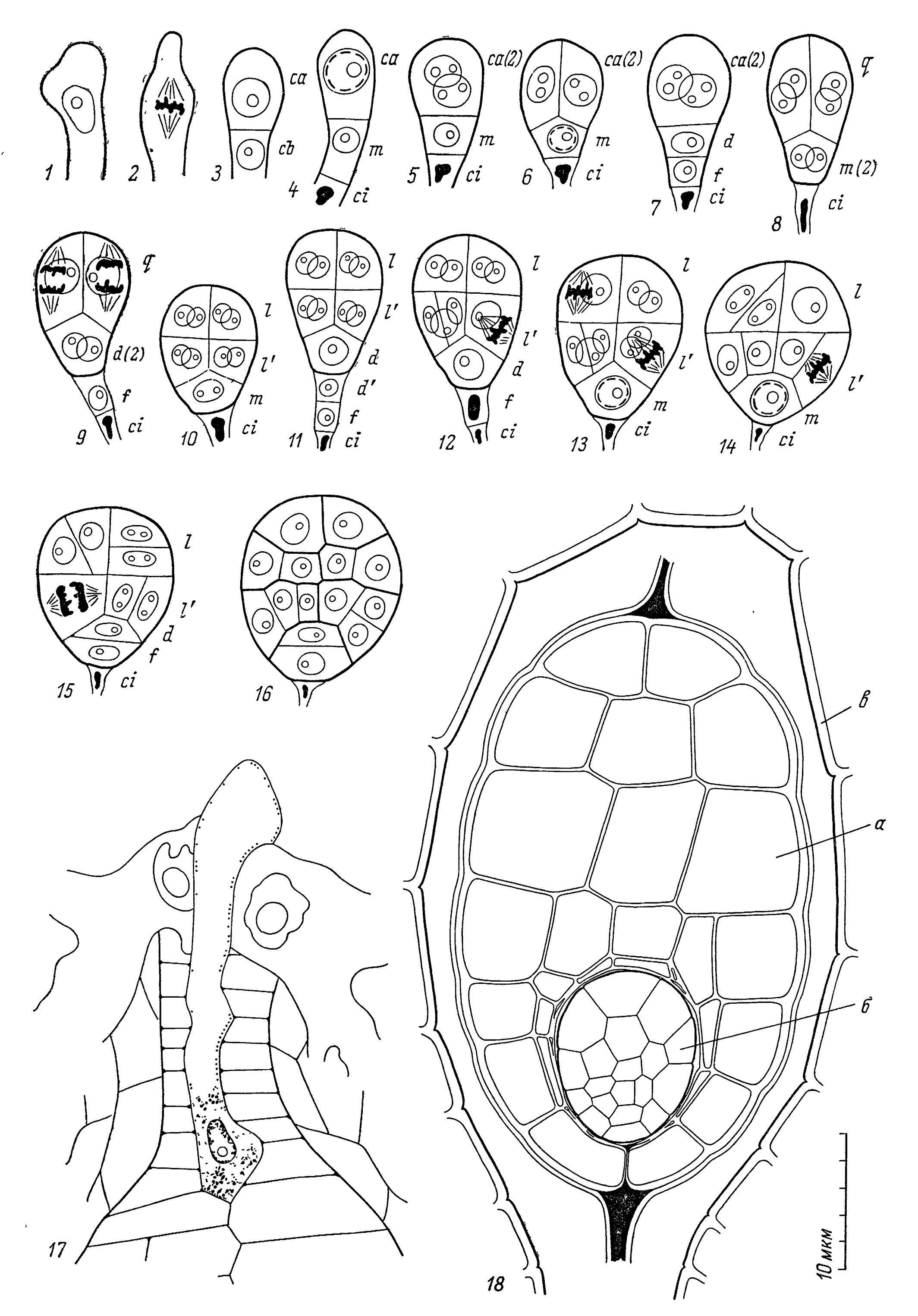


Рис. 18. Эмбриогенез *Phelypaea coccinea* (сем. *Orobanchaceae*).

1—18 — последовательность стадий. *а* — эндосперм; *б* — зародыши; *в* — семенная оболочка.

тельное варьирование развития рудиментарного пестика утратой последним своего функционального значения. Вследствие этого пестик вышел из-под контроля естественного отбора, поддерживающего должную детерминированность лишь у функционирующих органов.

Из приведенных выше примеров явствует, что структурная редукция зародышей Заразиховых так же, как и редукция зародышей у Норичниковых, происходит путем последовательных этапов терминальной аббревиации. Нельзя не отметить при этом, что логичным следствием такого типа процессов на первых этапах эволюции являются преобразования посредством общей редукции биомассы зародышей (*Rhynchocorys*, *Tozzia*, *Striga baumanii*). В дальнейшем в зависимости от характера изменений в функциональной деятельности процессы элиминации происходят более активно в одних структурах и менее активно в других (дифференциальная редукция).

Сем. **Balanophoraceae.** Среди растений группы эктопаразитов наиболее редуцированные зародыши обнаружены у видов родов *Balanophora* и *Langsdorffia*. Детальное изучение эмбриогенеза у *Balanophora globosa* и некоторых других видов этого же рода (Терёхин, Яковлев, 1967) позволило выявить одну интересную закономерность, на которую не обратили внимания предшествующие исследователи (Hofmeister, 1858; Treub, 1898; Lotsy, 1899; Ernst, 1914; Ekambaram, Panje, 1935; Zweifel, 1939). Скованные сложившимися представлениями, названные исследователи дискутировали вопрос о том, продольно или поперечно делится зигота у *Balanophora*. Нам удалось выяснить, что в споре были правы обе стороны, поскольку деление зиготы *Balanophora* правильнее отнести к неориентированному способу дробления (рис. 19). Это означает, что деление в зиготе *Balanophora* может происходить в любой ориентации по отношению к самой зиготе или ее положению в зародышевом мешке (эндосперме).

Следующий этап эмбриогенеза *Balanophora* — образование посредством двух взаимно перпендикулярных делений характерной стадии квадрантов. Затем следует дифференциация эмбриодермы. На этом эмбриогенез собственно заканчивается, или же некоторые из вновь образовавшихся клеток могут поделиться еще однажды (рис. 19). Результат эмбриогенеза — образование немногоклеточного овального тела. Отсутствие жесткой детерминации в способе дробления бластомеров, столь характерное для *Orobanche* на последних стадиях эмбриогенеза, а для *Aeginetia* также и на его средних стадиях, у *Balanophora* проявляется уже при первом неориентированном (лабильном) делении зиготы. Пример *Balanophora*, таким образом, еще раз подтверждает общую закономерность в изменениях эмбриогенеза паразитных покрытосеменных, описанную нами выше.

Сем. **Loranthaceae,** подсем. **Viscoideae.** Способ дробления зиготы (поперечное деление), ранний эмбриогенез и основные черты строения зрелых зародышей принципиально идентичны у представителей обоих изученных родов — *Viscum* и *Arceuthobium* (Pisek, 1923; Steindl, 1935; Cohen, 1963). Строение базальной области зародыша у обоих родов растений весьма характерно и очень сходно: масса меристематических клеток окружена сосочковидным эпидермисом. Однако при сравнении зародышей *Viscum album* и *Arceuthobium oxycedri* разительно выступают их различия в степени дифференцированности апикальной области.

Учитывая принципиальное сходство этих растений в способах эмбриогенеза, нельзя не прийти к заключению, что эволюционные изменения зародыша происходили и здесь посредством терминальной аббревиации.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

На примере представителей ряда семейств паразитных покрытосеменных с первой формой паразитизма (формой «Orobanchaceae») было установлено, что эволюция этих растений характеризуется определенными и закономерными функциональными и структурными изменениями.

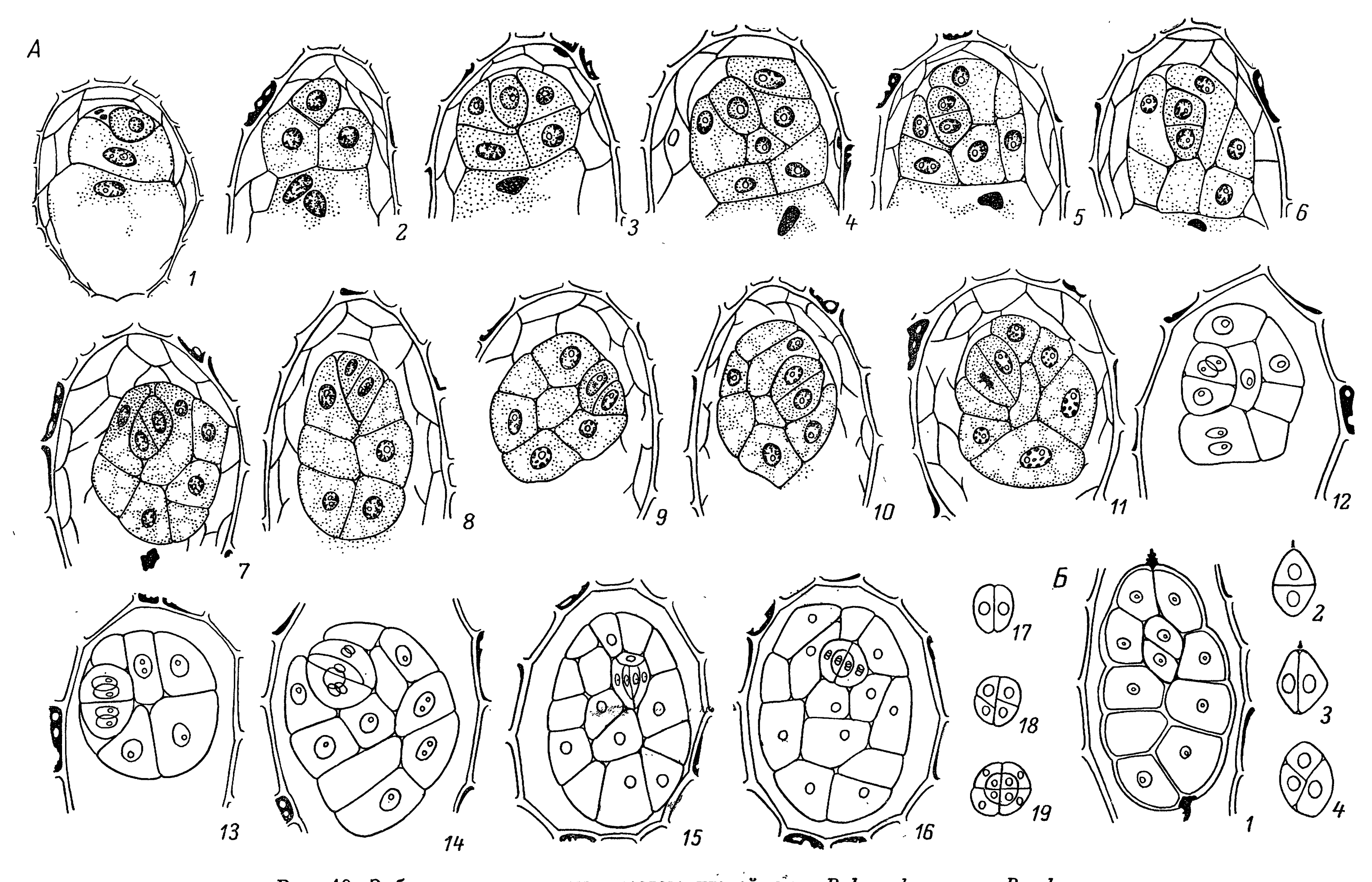


Рис. 19. Эмбриогенез некоторых представителей сем. *Balanophoraceae* и *Pyrolaceae*.

1—4, 9, 10 — *Balanophora globosa*; *5—8, 11—14, 17—19* — *Balanophora* sp.; *15, 16* — зрелые семена *B. polyandra*. *Б: 1—4* — *Allotropa virgata*.

Основные тенденции в эволюции функций сводятся к постепенной редукции фотосинтезирующего аппарата (ослабление активности фотосинтеза и редукция листьев), ко все более раннему (онтогенетически) переходу проростков паразитных растений к чужеядности, к эволюционному становлению хемотропизма (стимуляции прорастания выделениями из корней растений-хозяев) или фото- и тигмотропизма (у Ремнецветниковых), и т. д. Обнаружено, что изученные высокоспециализированные паразитные покрытосеменные из семейств *Scrophulariaceae*, *Orobanchaceae*, *Lennoaceae*, *Balanophoraceae*, *Cynomoriaceae*, *Hydnoraceae*, *Loranthaceae* и *Rafflesiaceae* имеют весьма редуцированные зародыши. При этом степень структурной редукции зародышей увеличивается с увеличением функциональной зависимости паразитных цветковых от их растений-хозяев. Вместе с тем зародыши слабоспециализированных паразитных цветковых не обнаруживают признаков редукции. Отсюда следует вывод, что структурная редукция зародышей отстает на несколько порядков поколений от функциональных изменений, обусловленных переходом автотрофных растений к чужеядности.

Форма (особенности) структурной редукции зародышей у цветковых растений с первой формой паразитизма характеризуется исключительным постоянством и обнаруживает взаимосвязь с единообразным для всех групп изученных растений способом чужеядности.

Выявленные взаимозависимости между структурной редукцией зародышей и паразитным образом жизни позволяют прийти к выводу, что именно особенности паразитного образа жизни индуцируют процесс структурной редукции зародышей и обусловливают формы и уровень структурных преобразований.

Сравнительное изучение начальных стадий эмбриогенеза у Норичниковых и Заразиховых дает нам необходимый материал для представлений о морфогенетических способах эволюционных преобразований. Эти материалы позволяют прийти к следующему выводу. Полное тождество эмбриогенетического развития при закономерных различиях в уровнях дифференциации зародышей в зрелом семени свидетельствует о том, что структурная редукция зародышей паразитных покрытосеменных происходит посредством постепенного недоразвития в ряду поколений (модус терминальной аббревиации).

ЭВОЛЮЦИОННЫЕ ПРЕОБРАЗОВАНИЯ ЗАРОДЫШЕЙ У РАСТЕНИЙ СО ВТОРОЙ ФОРМОЙ ПАРАЗИТИЗМА (ФОРМА «CUSCUTACEAE»)

В группу растений со второй формой паразитизма мы включаем представителей родов *Cassytha* (*Lauraceae*) и *Cuscuta* (*Cuscutaceae*). Структурная эволюция зародышей обсуждается сопряженно с известными данными о функциональной эволюции этих растений.

ЗАРОДЫШИ В ЗРЕЛЫХ СЕМЕНАХ

Сем. **Lauraceae.** Род *Cassytha* — единственный представитель паразитных растений в семействе. Переход *Cassytha* к чужеядности происходит в онтогенезе очень поздно, после восьми месяцев автотрофного существования, посредством эндогенно закладывающихся в тканях стебля гаусториев (Mirande, 1905; Rangaswamy, Rangan, 1963). *Cassytha* — переходная стадия от типично биполярного способа развития автотрофного растения (первичный побег—первичный корень) к униполярному развитию высокоспециализированных растений (униполярное развитие протосомы). Для *Cassytha* характерно отмирание первичного корня и развитие замещающих

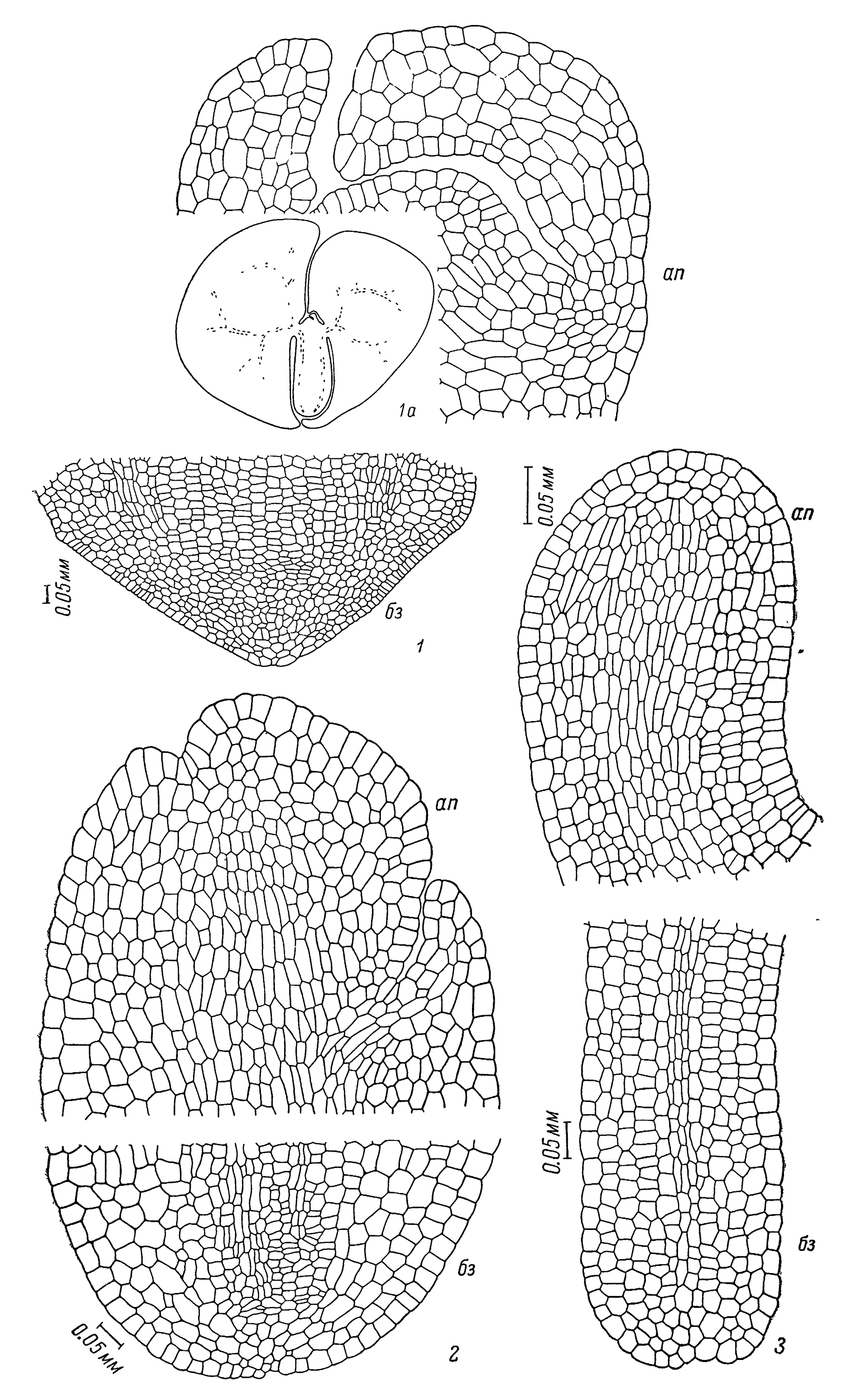


Рис. 20. Строение зародышей в зрелых семенах некоторых представителей семейств *Lauraceae* и *Cuscutaceae*.

1, 1а — *Cassytha filiformis*; *2* — *Cuscuta lehmanniana*; *3* — *Cuscuta europaea*. *ап* — апикальная область зародыша; *бз* — базальная область зародыша.

его адвентивных корней из тканей гипокотиля, выполняющих эфемерную роль автотрофного питания в течение первых восьми месяцев развития. Таким образом функционирует переходная в эволюционном смысле система: хлорофиллоносный побег—адвентивные корни.

После перехода к чужеядности адвентивные корни отмирают, развивается гаусториальная система и теперь уже функционирует система: побег—гаусториальные структуры.

У зародышей в зрелых семенах изученных нами *Cassytha filiformis* и *C. glabella* можно различить хорошо развитые семядоли и эпикотиль с примордиями первых стеблевых чешуй, развитый гипокотиль. Однако радикулярные структуры отсутствуют, и базальная область гипокотиля представлена однородной массой меристематических клеток (рис. 20, *1*, *1a*).

Сем. **Cuscutaceae.** По сравнению с представителями рода *Cassytha* Повиликовые являются более высокоспециализированной группой растений. Функциональная и морфогенетическая активность базального полюса зародышей у видов рода *Cuscuta* подавлена полностью. Переход к чужеядности соответственно происходит на более ранней стадии онтогенетического развития. Для Повиликовых характерны тенденции к образованию физиологических рас (*C. alba* и др.), к изофазному развитию (*C. gronovii*, *C. campestris*), к эндопаразитному существованию (*C. reflexa*, *C. africana*, *C. epithymum*) (Marloth, 1932; Narayana, 1956; Котт, 1959; Schmucker, 1959b; Fratianne, 1965, и др.). Известно, например, что *C. gronovii* приобретает фотопериодическую реакцию хозяев, а *C. campestris* зацветает только на цветущем хозяине. Гаустории *C. reflexa*, *C. africana*, *C. epithymum* перезимовывают в тканях растений-хозяев.

У зародышей Повиликовых в зрелых семенах полностью отсутствуют семядоли и радикула (Haccius, Troll, 1961, и др.). По нашему мнению, весь зародыш *Cuscuta* представлен исключительно эпикотилярной структурой (рис. 20, *2*—*3*).

В пределах семейства можно выделить два уровня морфогенетической специализации зародышей. У представителей первой группы в апикальной области зародыша можно различить примордии 2—4-стеблевых чешуй, проводящая система тела зародыша хорошо развита и окружает в виде цилиндрической прослойки центральную область зародыша, больше и общая клеточная масса зародышей (при сравнении с зародышами растений из второй группы специализации), что находит свое отражение как в размерах (данные Митрофановой, 1961), так и в весе семени (Shcmucker, 1959). К этой группе специализации мы относим исследованные нами *Cuscuta lehmanniana* (рис. 20, *2*), *C. lupuliformis*, *C. japonica*, а также *C. australis*, *C. chinensis* (Fujita, 1964), *C. reflexa* (Johri, Tiagi, 1952), *C. gronovii* (Macpherson, 1921).

Зародыши с относительно меньшей клеточной массой, не несущие на терминальном конце примордиев первых чешуй, с менее развитой проводящей тканью (она представлена сравнительно узким васкулярным пучком в центре тела зародыша) обнаружены нами в зрелых семенах *C. europaea*, *C. epilinum* (рис. 20, *3*). Общая клеточная масса и уровень дифференциации зародышей *C. europaea* и *C. epilinum*, таким образом, меньше, чем у представителей первого уровня специализации. В группе *Cassytha*—*Cuscuta* редукция отдельных структур происходит значительно активнее, нежели общая редукция клеточной массы зародышей. В этой связи следует отметить различия в уровнях активности зародышей у представителей первой и второй форм паразитизма. Проросток-протосома повилики за время между началом прорастания и переходом к чужеядному питанию способен в поиске растения-хозяина активно обыскать площадь в 20—30 см² (Bunning, Kautt, 1956; Tronchet, 1956a, 1956b, 1956c, 1957; Рудаков, 1961, и др.). Вероятно, именно определенный и высокий уровень активности в поиске растений-хозяев, значительно более высокий, чем у представителей первой формы паразитизма, препятствует развитию процессов

общей редукции клеточной массы. Вес семени, число семян в одном плоде и интенсивность производства семян (коэффициент *П*) остаются у повилик на уровне, свойственном автотрофным растениям. Так, по нашим данным, вес тысячи семян у *C. australis* равен 430.0 мг, у *C. europaea* — 340.0 мг. Неудивительно, что и коэффициент *П* для *C. europaea* (Терёхин, 1968а) оказался очень низким (0.5).

ПОСЛЕСЕМЕННОЕ РАЗВИТИЕ, МЕТАМОРФОЗ И ЭВОЛЮЦИЯ ПРОТОСОМЫ У *CUSCUTA*

Cuscuta давно является объектом пристального внимания исследователей как злостный вредитель многих сельскохозяйственных культур (Koch, 1877, 1880a; Macpherson, 1921; Fedortschuk, 1931; Marloth, 1932; Tiagi, 1951a; Johri, Tiagi, 1952; Пилюгин, 1953; Мещеряков, 1954; Еленев, 1956; Котт, 1959; Baldev, 1959; Митрофанова, 1961; Рудаков, 1961; Mac Leod, 1961; Терехова, 1962; Fujita, 1964, и др.).

Рассмотрим онтогенез *Cuscuta europaea* в качестве примера метаморфизованного способа развития в этой группе паразитных растений. Ко времени созревания семени зародыш приобретает морфогенетически униполярную организацию. Это означает, что способность к дальнейшему развитию сохраняет лишь один из полюсов зародыша — апикальный полюс. Зародыш в зрелом семени дифференцирован на эмбриодерму, основную ткань, более или менее сложно организованную васкулярную ткань и меристему стеблевого апекса. Подобный тип организации характерен и для других видов повилик (Johri, Tiagi, 1952; Fujita, 1964, и др.).

Базальный полюс зародыша Повиликовых представляет собой образование весьма оригинальное. Хацциус и Троль (Haccius, Troll, 1961) отмечали, что у зародышей повилик полностью отсутствует гипофиз. После отмирания суспензора на месте гипофиза остается открытое разрушенное место. Действительно, наши наблюдения показывают, что гистологическая организация базального полюса в зародышах повилик весьма своеобразна (рис. 20, *2*, *3*). Это своеобразие заключается в том, что базальная часть зародыша представляет собой продолжение эпикотиля. Какие-либо черты радикулярной организации здесь полностью отсутствуют, из чего можно заключить о полной редукции радикулы.

Прорастание повилики начинается с того, что базальный полюс зародыша прорывает размягченную оболочку и, обладая позитивной геотропичностью, проникает в верхний слой почвы, где и закрепляется. Вслед за этим из оболочки семени освобождается апикальный полюс зародыша; в это время проросток повилики начинает производить спиралеобразные ростовые движения.

Для нас важно отметить, что выход базального конца зародыша повилики из семени и его закрепление в почве основаны исключительно на ростовых явлениях, происходящих за счет растяжения клеточных оболочек и не сопровождающихся явлениями морфогенетического развития (рис. 21).

После закрепления проростка на стебле растения-хозяина и развития первых присосок-гаусториев базальная область проростка постепенно отмирает. Таким образом, на первой стадии прорастания, на стадии поиска питающего субстрата, происходит униполярное развитие проростка (протосомы) повилики.

Возвращение проростка к биполярной организации в связи с переходом к половому воспроизведению происходит в результате вторичного заложения в теле протосомы гаусториальных и генеративных органов.

В противоположность представителям паразитных растений с первой формой паразитизма, униполярное развитие проростка повилики происходит за счет развития апикального (а не базального, как в случае с заразихами) полюса зародыша. В отличие от зародышей заразих, где полностью элиминируется эпикотиль, но сохраняются морфогенетические потенции ба-

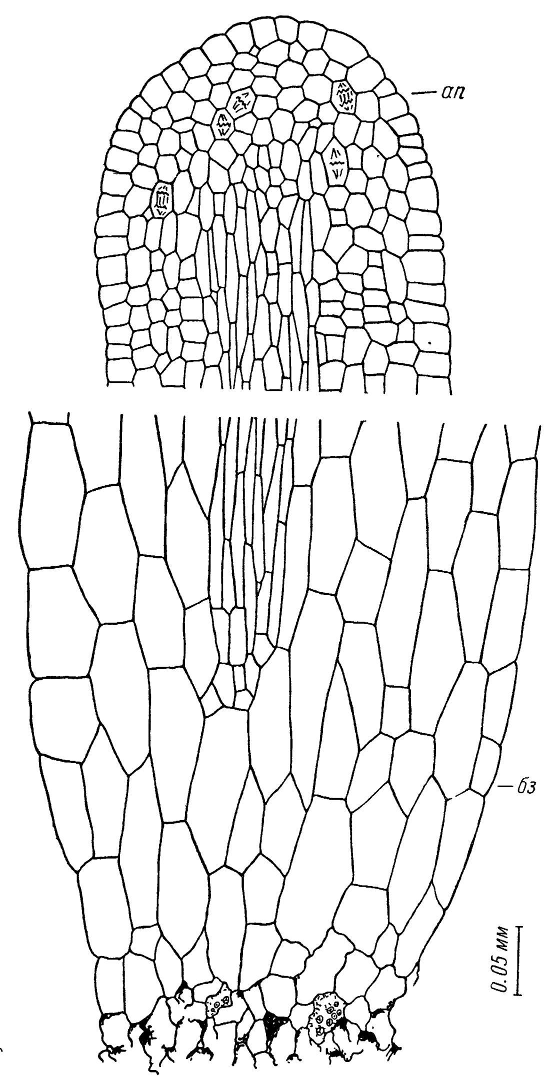


Рис. 21. **Послесеменное развитие** *Cuscuta europaea* (сем. *Cuscutaceae*).
ап — апикальная область проростка; *бз* — базальная область проростка.

зального (радикулярного) полюса зародыша, у повилик полностью элиминируется радикула, а морфогенетические потенции сохраняются в эпикотилярных структурах. Эти особенности развития и соответственно разные формы редукции у заразих и повилик обусловливаются различиями в происхождении этих двух форм паразитизма.

Из сказанного можно сделать вывод, что способ послесеменного развития (форма метаморфоза) выявляет нам форму редукции зародышей.

Состояние первичной *А*-протосомы представлено у повилик чрезвычайно отчетливо в связи с тем, что у повилик в течение всего онтогенеза спорофита осуществляется поиск питающего субстрата (новых растений-хозяев). *В*-состояние протосомы совершенно не выражено. Вегетативное размножение осуществляется у повилик посредством ветвления первичной *А*-протосомы, в связи с чем мы можем выделить здесь C^3-состояние протосомы. Таким образом, для *Cuscutaceae* характерно свое оригинальное направление в эволюции протосомы, характеризующееся становлением *А*- и *С*-состояний.

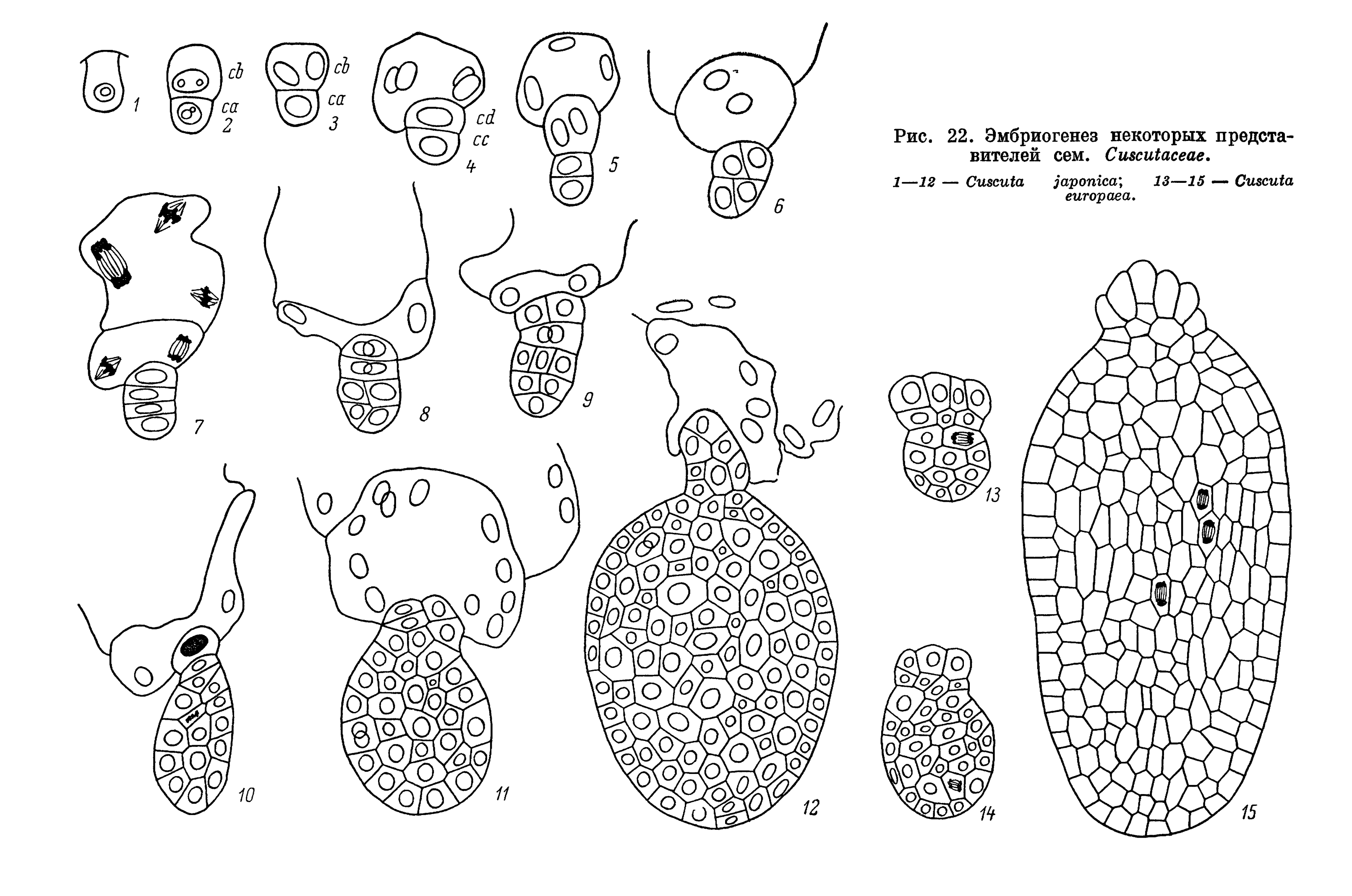


Рис. 22. Эмбриогенез некоторых представителей сем. *Cuscutaceae*.

1—12 — Cuscuta japonica; 13—15 — Cuscuta europaea.

ИЗУЧЕНИЕ ВНУТРИСЕМЕННОГО ПЕРИОДА РАЗВИТИЯ ЗАРОДЫША

Род **Cassytha (Lauraceae).** Сведения об эмбриогенезе практически отсутствуют. Судя по строению зародышей в зрелых семенах *Cassytha filiformis*, *C. glabella* и *C. pubescens* (Mirande, 1905; Sastri, 1962; наши наблюдения), преобразования, обязанные паразитизму, коснулись исключительно структур радикулярного полюса зародышей. Первичный корешок не развивается, однако морфогенетическая активность базальной области гипокотиля, прилегающей к радикуле, не угнетена и в процессе прорастания здесь формируются адвентивные корни.

Сем. **Cuscutaceae.** Оригинальный облик зародыша повилик свидетельствует, очевидно, о том, что они прошли долгий путь эволюционных преобразований. Весьма вероятно поэтому, что отклонения от обычного для автотрофов развития в эмбриогенезе *Cuscuta* могут быть обнаружены уже на первых этапах развития.

Рассмотрим в этой связи эмбриогенез *Cuscuta* подробнее. Развитие зародыша у изученных видов *C. japonica* и *E. europaea* начинается с поперечного деления зиготы, за которым в терминальной клетке проэмбрио следуют еще 1—2 (рис. 22, *1—5*) или несколько (рис. 22, *7*) поперечных делений. Вновь образовавшиеся бластомеры сначала делятся продольными перегородками (рис. 22, *6*, *8*, *9*), но затем деления и рост клеток следуют в разных плоскостях таким образом, что придают зародышу глобулярную форму. Среди этих делений клеток вскоре можно выделить периклинальные деления, символизирующие разделение молодого зародыша на дерматоген (эмбриодерму) и основную ткань. В дальнейшем соотношения в делениях изменяются так, что зародыш приобретает цилиндрическую форму. Сначала изменение формы зародыша происходит за счет того, что деления и рост клеток в разных частях приобретают все более направленный характер, а затем рост зародыша происходит в основном за счет делений в его терминальной области. В разрастающемся зародыше происходит активная тканевая дифференциация.

Из базальных клеток проэмбрио *Cuscuta* развиваются массивная гаусториальная структура (суспензор). Как видно из рис. 22, способы развития суспензорного аппарата различны у разных видов (Macpherson, 1921; Fedortschuk, 1931; Tiagi, 1951a; Johri, Tiagi, 1951a, 1955; наши наблюдения).

Полная редукция радикулярной структуры и семядолей, довольно раннее изменение характера эмбрионального развития у *Cuscuta* (отсутствие гипофиза, зачатков семядолей) — все это может создать представление о резких, внезапных эволюционных преобразованиях у данного паразитного рода. Но мы имеем возможность показать, что и здесь изменения происходили постепенно.

Различия между зародышами толстостебельных и тонкостебельных повилик заключаются не только в том, что у первых на стеблевом апексе зародыша развиваются зачатки чешуй, но и в том, что их васкулярная ткань представлена мощной цилиндрической структурой, окружающей центральную часть зародыша, тогда как у тонкостебельных повилик васкулярная система представлена немногоклеточным центральным пучком. Отмеченные выше изменения затрагивают только поздние фазы эмбриогенеза толсто- и тонкостебельных повилик, что свидетельствует о происходящих здесь преобразованиях по типу последовательной терминальной аббревиации. Возможность разделения процессов редукции радикулы и семядолей (что видно из сравнения зародышей *Cassytha* и *Cuscuta*) также говорит о постепенном характере происходящих эволюционных преобразований.

ВЫВОДЫ

Материалы, изложенные в настоящей главе, приводят к следующим основным выводам.

Структурная эволюция зародышей паразитных цветковых растений происходит в связи и в соответствии с изменением их образа жизни.

Форма паразитизма, а следовательно, и форма редукции определяются особенностями эволюционного становления чужеядности в той или иной группе покрытосеменных растений.

Изменения в образе жизни, вызывающие соответствующие структурные преобразования, приводят к метаморфозу онтогенеза высокоспециализированных паразитных растений. При становлении метаморфизированного онтогенеза имеют место следующие основные виды морфогенетических эволюционных преобразований: редукция (семядолей, радикулы, эпикотиля), амплификация (образование «клубенька» протосомы), оккупация (распространение изменений на иные стадии и структуры) и субституция (замещение основного побега адвентивным).

Сравнительное изучение эмбриогенезов у родственных растений с разной степенью специализации к паразитному образу жизни свидетельствует о том, что структурная редукция происходит постепенно, начиная с терминальных стадий редуцирующейся структуры (модус последовательной терминальной аббревиации).

Глава III

ЭВОЛЮЦИОННЫЕ ПРЕОБРАЗОВАНИЯ ЗАРОДЫШЕЙ АЛЛЕЛОПАРАЗИТНЫХ ЦВЕТКОВЫХ РАСТЕНИЙ

Наиболее характерная черта паразитизма этой группы растений — внутриклеточное взаимодействие цветкового растения и его микоризного гриба. Фагоцитоз гиф гриба в клетках цветкового растения предполагает образование специфических фагоцитарных тканевых зон, в клетках которых и происходит абсорбция содержимого гиф.

В эту группу растений-паразитов мы включаем, как уже было отмечено ранее, микотрофные цветковые растения с облигатными эндотрофными и эктоэндотрофными микоризами (табл. V).

ЭВОЛЮЦИОННЫЕ ПРЕОБРАЗОВАНИЯ У РАСТЕНИЙ С ТРЕТЬЕЙ ФОРМОЙ ПАРАЗИТИЗМА (ФОРМА «PYROLACEAE»)

К этой форме паразитизма мы относим представителей целого ряда семейств однодольных и двудольных растений, прежде всего виды семейств *Pyrolaceae*, *Gentianaceae* и *Burmanniaceae*. Способ перехода цветкового растения к чужеядному питанию здесь весьма специфичен. Семя прорастает, по-видимому, только в результате химической стимуляции со стороны гиф гриба, подходящего для образования микоризы. Всегда развивается только базальный полюс зародыша, который растет в почве до тех пор, пока не иссякнут питательные запасы эндосперма. Дальнейшее развитие возобновляется лишь после внедрения гиф гриба в ткани базальной области проростка и начала их абсорбции.

ЗАРОДЫШИ В ЗРЕЛЫХ СЕМЕНАХ

На представителях более изученных семейств проследим изменения зародышей в зрелых семенах по мере совершенствования этой формы паразитизма.

Сем. **Pyrolaceae.** Наиболее полно изученное семейство. Основные тенденции в функциональной эволюции паразитных грушанок и вертляниц те же, что и в ранее рассмотренных группах. Для этих растений характерна постепенная утрата зеленых листовых пластинок, редукция и элиминация корневых волосков, все более ранний (онтогенетически) переход к чужеядности, закрепление униполярного способа развития проростка-протосомы.

Многие грушанки — вечнозеленые растения. Однако почти все виды грушанок, в частности *Pyrola picta*, *P. dentata*, *P. chlorantha*, *P. uliginosa*,

P. americana, *P. asarifolia*, *P. minor*, *P. aphylla*, способны образовывать как хорошо облиственные зеленые побеги, так и бесхлорофилльные побеги с листьями, редуцированными до чешуй (Andres, 1914; Camp, 1940; Schaede, 1948). У *P. subaphylla* мы обнаружили в одном и том же местообитании многие переходные ступени редукции листового аппарата (см. табл. I). Бесхлорофилльные побеги с редуцированными листьями были найдены нами также у *Orthilia secunda*. Возможно, что это явление обязано тройственному паразитизму, т. е. паразитизму грушанок через посредство гриба на других высших зеленых растениях (эпипаразитизм).

Известно, что в корнях одного и того же растения можно найти разные виды микоризных грибов, а с другой стороны — один и тот же микоризный гриб встречается у различных цветковых растений (Freisleben, 1934, 1936; Lihnell, 1942; Harley, 1950, и др.). Бьёркман (Bjorkman, 1956, 1959, 1963) показал, что радиоактивные вещества (C^{14} или P^{32}), впрыснутые в ствол *Picea* или *Pinus*, через посредство микоризы проникают в побеги растущей вблизи бесхлорофилльной *Hypopitys monotropa*.

В пределах сем. Грушанковых можно выделить два основных этапа функциональной специализации к паразитизму: группу зеленых и группу бесхлорофилльных паразитов. К первой группе могут быть отнесены виды родов *Chimaphila*, *Orthilia*, *Pyrola*. Для представителей данной группы обычен облик вечнозеленого растения с хорошо развитым листовым аппаратом (табл. V, *1*). Проростки этих растений хорошо развиваются на искусственной питательной среде в отсутствие их микоризных грибов (Lihnell, 1942). Для них характерна система вегетативного размножения посредством образования и ветвления многолетних корневищ, на которых возникают многочисленные генеративные побеги. Участки корневищ постепенно утрачивают связь между собой и дают начало новым клонам.

Следующий этап специализации представлен бесхлорофилльными (за исключением *Moneses*) растениями с явным паразитным обликом: мясистый побег, несущий чешуи. У *Moneses* листовой аппарат редуцирован до одного-двух мелких, слабохлорофиллоносных листочков. *Moneses uniflora* и *Hypopitys monotropa* обладают очень слабой способностью к развитию на искусственной среде в отсутствие микоризного гриба (Francke, 1934—1935; Lihnell, 1942).

У высокоспециализированной *Hypopitys monotropa* обнаружена явная тенденция к изофазному развитию со своим грибом-партнером по симбиозу. Бьёркман (Bjorkman, 1960) отметил, что время цветения этого растения приходится на период наиболее мощного развития микоризы.

ТАБЛИЦА 4

Особенности семенного воспроизводства у некоторых представителей сем. *Pyrolaceae*

Семейство, вид	Вес тысячи семян, мг	Число семян на один плод	Коэффициент *П*	Число семян на одно растение в год	Автор
Sarcodes sanguinea	45.0	—	—	—	Терёхин, (1965), 1968а
Pterospora andromeda . . .	—	4000	—	150000	То же
Orthilia secunda	—	515	—	—	Salisbury, 1942
» »	—	6000	600.0	600000	Терёхин, (1965), 1968а
Chimaphila umbellata . . .	—	7000	—	300000	То же
Pyrola rotundifolia	0.60	7000	700.0	800000	» »
P. media	—	2742	—	—	Salisbury, 1942
Moneses uniflora	—	4762	—	—	То же
Hypopitys monotropa . . .	3.0	1980	—	—	» »
» » . . .	0.30	10000	330.0	1000000	Терёхин, (1965), 1968а

Для всех изученных нами растений из этой группы (*Moneses uniflora*, *Hypopitys monotropa*, *Monotropa uniflora*, *Pterospora andromeda*, *Sarcodes sanguinea* и *Allotropa virgata*) характерно отсутствие системы корневищ. Надземные побеги развиваются у этих растений непосредственно из тканей протосомы (видоизмененных корней, которые часто неправильно принимают за действительные микоризные корни).

Исключительно высокая интенсивность производства семян Грушанковых (табл. 4) свидетельствует о высокой степени дискретности в распределении хозяев — тех или иных групп микоризных грибов. Зародыши в зрелых семенах у всех изученных представителей семейства лишены семядолей, эпикотиля и радикулы (рис. 23).

По различию уровней морфогенетического развития зародышей в зрелых семенах в сем. Грушанковых можно выделить три основных этапа структурной специализации. Первый из них мы обнаруживаем у *Orthilia secunda*, *Chimaphila umbellata*, *Pyrola rotundifolia*, *P. chlorantha* и некоторых других видов этого последнего рода. Зародыши названных растений представлены в зрелых семенах многоклеточной стадией глобулярного проэмбрио (рис. 23, *1*, *2*) с хорошо дифференцированной эмбриодермой и полярной дифференциацией зародыша на более крупноклеточную паренхиматозную апикальную область и мелкоклеточную — базальную (Peltrisot, 1904; Francke, 1934—1935; Schmucker, 1959a).

У видов второго этапа специализации (*Pterospora andromeda*, *Sarcodes sanguinea*) зародыши в зрелых семенах представлены стадией малоклеточного глобулярного проэмбрио. Хотя эмбриодерма здесь также дифференцирована достаточно хорошо, полярная дифференциация зародыша не выражена. Все клетки зародыша приобретают паренхиматозный характер.

Зародыши в зрелых семенах *Moneses uniflora* по своему строению представляют как бы переходное состояние между зародышами первой и второй групп специализации (рис. 23, *3*). У зародышей этого растения число клеток меньше, чем, например, у зародыша *Orthilia* в апикальной зоне зародыша, дифференциация эмбриодермы совершенно не выражена. Однако полярная дифференциация клеток по их размерам и структуре идентична полярной дифференциации у зародышей *Pyrola*, *Chimaphila*, *Orthilia*.

У видов третьего этапа специализации (*Hypopitys monotropa*, *Monotropa uniflora* и *Allotropa virgata*) зародыши в зрелых семенах находятся в состоянии раннего проэмбрио и представлены всего 2—5 недифференцированными клетками (рис. 23, *4*). Структурная редукция зародышей имеет здесь крайнее выражение.

В целом о сем. Грушанковых можно сказать, что сопряженно с тенденцией к усовершенствованию аллелопаразитного образа жизни для них характерна и тенденция к все большей редукции зародышей. При этом семядоли и эпикотиль элиминируются полностью, а радикула редуцирована лишь частично. Форма редукции зародышей грушанок и вертляниц соответствует, как мы увидим далее, способу послесеменного развития (способу перехода к чужеядности).

Сем. **Gentianaceae.** В настоящее время в семействе известны шесть аллелопаразитных родов: *Bartonia*, *Obolaria*, *Voyria*, *Voyriella*, *Cotylanthera* и *Leiphaimos* (Johow, 1889; Gilg, 1895; Oehler, 1927; Schmucker, 1959a). *Bartonia*, *Obolaria* — более или менее зеленые растения, остальные роды представлены бесхлорофилльными облигатно-паразитными видами.

Специализированный тип фагоцитоза позволяет предполагать, что здесь мы имеем дело с высокоспециализированными паразитными формами (Johow, 1885, 1889; Oehler, 1927; Schmucker, 1959a).

Переход спорофита к чужеядности происходит онтогенетически очень рано, о чем можно судить по уровню развития зародышей в зрелых семенах.

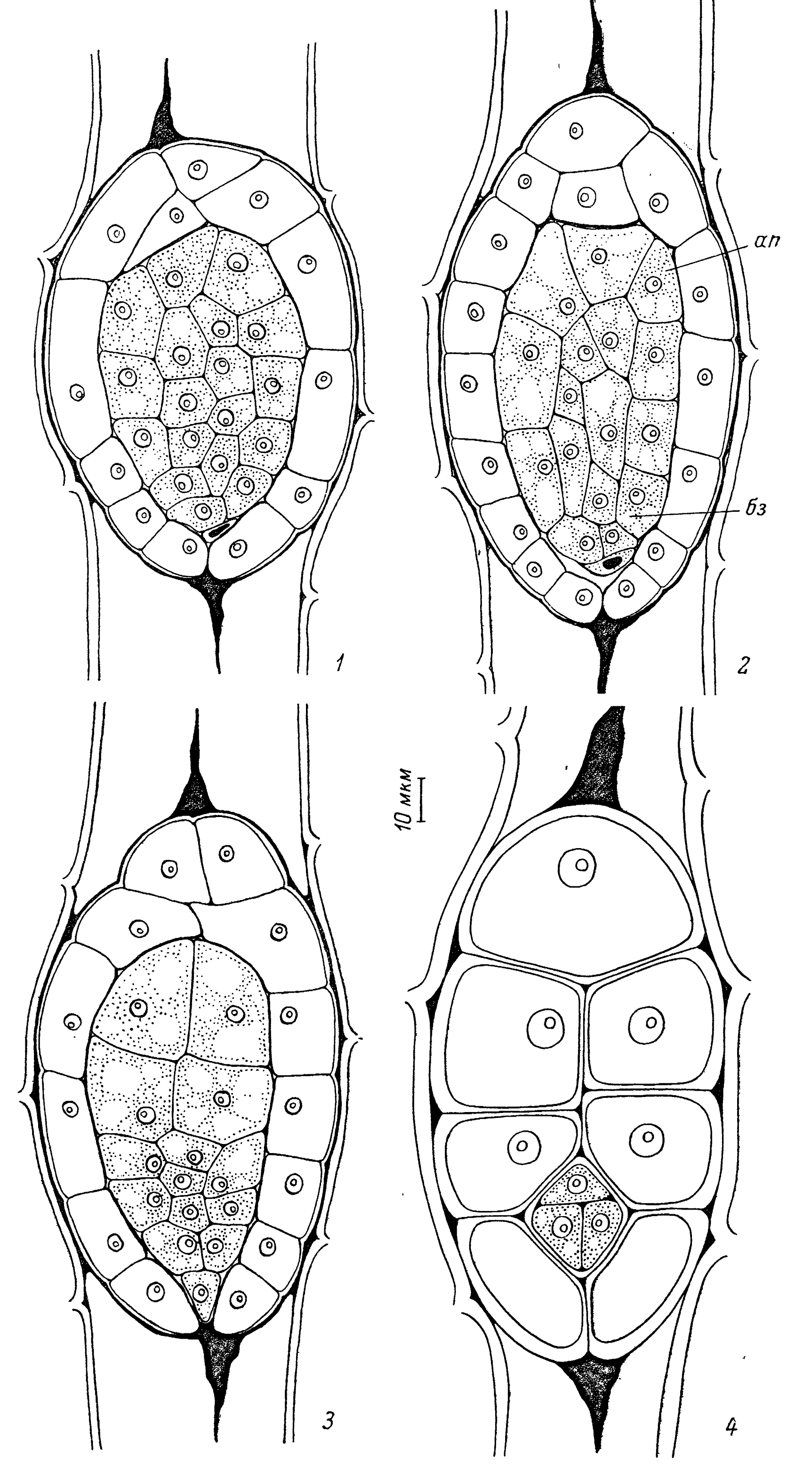


Рис. 23. Строение зародышей и эндосперма в зрелых семенах некоторых представителей сем. *Pyrolaceae*.

1 — *Pyrola minor*; *2* — *Orthilia secunda*; *3* — *Moneses uniflora*; *4* — *Hypopitys monotropa*. *ап* — апикальный полюс зародыша; *бз* — базальный полюс зародыша.

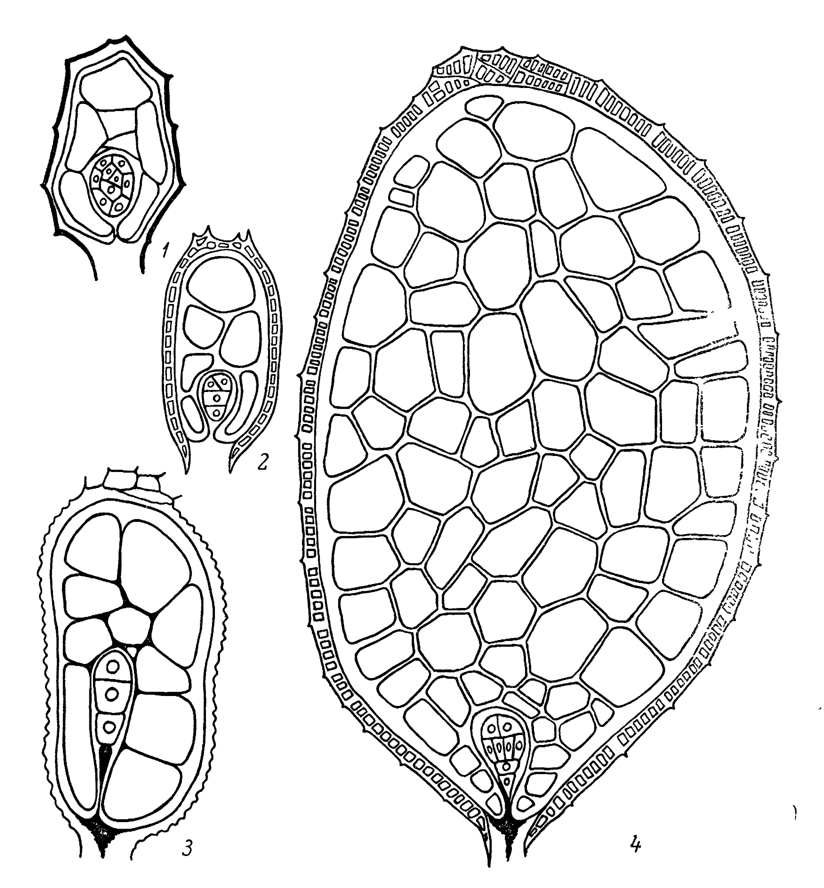


Рис. 24. Строение зародышей и эндосперма в зрелых семенах некоторых представителей семейств *Gentianaceae* и *Triuridaceae*.

1 — *Bartonia virginica*; *2* — *Voyria mexicana*; *3* — *Leiphaimos auranthicus*; *4* — *Sciaphila maculata*.

Различия в степени дифференциации зародышей в зрелых семенах позволяют выделить в сем. Генциановых два уровня специализации. В группу первого уровня входят растения, зародыши в зрелых семенах которых находятся в состоянии малоклеточного глобулярного проэмбрио. Сюда мы относим *Voyriella parviflora* (Johow, 1885; Oehler, 1927), *Cotylanthera tenuis* (Johow, 1885; Oehler, 1927), а также изученную нами *Bartonia virginica* (рис. 24, *1*). Весьма вероятно, что сюда должны быть отнесены и представители рода *Obolaria* — глобулярный проэмбрио в зрелых семенах этих растений представлен на продольных медианных срезах 24 клетками, расположенными несколькими ярусами. Проэмбрио дифференцированы обычно на эмбриодерму и основную ткань. Полярная гистологическая дифференциация не выражена. Характерная особенность зародышей — присутствие у некоторых видов суспензора даже на довольно поздних стадиях эмбриогенеза.

В группу со вторым уровнем специализации входят виды растений, зародыши в зрелых семенах которых находятся в состоянии раннего проэмбрио. Сюда мы относим *Voyria uniflora*, *V. tenella* (Johow, 1885, 1889), *V. coerulea*, *Leiphaimos sp.* (Oehler, 1927), а также исследованные нами *Voyria mexicana* и *Leiphaimos auranticus* (рис. 24, *2*, *3*). Зародыш в зрелом семени *V. mexicana* представлен, по-видимому, стадией квадрантов, а зародыш в семени *L. auranticus* состоит всего из четырех клеток.

Сем. **Polygalaceae.** В семействе представлен один аллелопаразитный род *Epirhizanthes*. Входящие в него растения бесхлорофилльны и обладают

эндотрофной микоризой с характерными явлениями фагоцитоза. Способ чужеядности, вероятно, такой же, как и у представителей сем. *Pyrolaceae*. (Penzig, 1901; Pijl van der, 1934). Структура зрелых семян не известна.

Сем. **Lobeliaceae**. В семействе выявлен один аллелопаразитный вид *Lobelia dentata* (Fraser, 1931). Корни этого растения лишены корневых волосков, хлорофиллоносность генеративных побегов флюктуирует в пределах вида (были обнаружены две формы, не имевшие хлорофилла). Фрэзер (Fraser, 1931) выделяет в корне три микоризные зоны: зону внедрения гриба, зону его распространения и зону подавления жизнедеятельности грибных гиф. Следовательно, можно определенно говорить об эндотрофности микоризы у этого вида и о явлениях фагоцитоза. Судя по рисунку, зародыш в зрелом семени находится в состоянии многоклеточного глобулярного проэмбрио. Строение зрелого семени свидетельствует о том, что проросток должен развиваться здесь униполярно из базального полюса проэмбрио. Тем не менее Фрезер предполагает биполярное развитие проростка *Lobelia dentata*.

Сем. **Burmanniaceae** и **Thismiaceae**. Высокоспециализированные паразитные семейства однодольных растений. Судя по уровню развития зародышей в зрелых семенах, переход спорофита к чужеядности происходит у всех представителей семейства онтогенетически очень рано. Однако по некоторым признакам спектр специализации довольно широк. Например, род *Burmannia* содержит как зеленые, так и бесхлорофилльные виды (Engler, 1888; Schmucker, 1959a, и др.). Способы чужеядности и способы прорастания изучены слабо, однако их принципиальное сходство с аналогичными процессами у Грушанковых не вызывает сомнений (Johow, 1889; Meyer, 1909; Goebel, Suessenguth, 1924; Rauh, 1937; Schmucker, 1959a, и др.). Рау (Rauh, 1937) показал на примере бесхлорофилльной *Thismia lutzenburgii*, что для представителей сем. *Thismiaceae* характерно униполярное развитие проростков за счет морфогенетической активности базального (корневого) полюса зародыша.

Механизм внутриклеточного переваривания гиф микоризного гриба развит у представителей семейств довольно хорошо (Johow, 1889; Meyer, 1909; Ernst, Bernard, 1912; Burgeff, 1943; Schaede, 1948, и др.).

По уровню дифференциации зародышей в зрелых семенах представители семейств могут быть разделены на две группы специализации. К первой группе мы относим *Thismia clandestina*, *T. americana* и, возможно, *T. javanica* (Enst, Bernard, 1911; Schmid, 1917; Pfeiffer, 1918; наши наблюдения над *T. americana*). Зародыши этих растений находятся в зрелых семенах в состоянии малоклеточного глобулярного проэмбрио (около 10—20 клеток на продольном медианном срезе через зародыш). Проэмбрио в зрелых семенах отчетливо дифференцированы на эмбриодерму и основную ткань, однако полярная дифференциация не выражена.

Во вторую группу специализации мы включаем растения, имеющие в зрелых семенах зародыши в состоянии раннего проэмбрио, — *Burmannia javanica* (Treub, 1883b), *B. capitata* (Johow, 1889), *B. coelestis* (Ernst, 1909), *B. candida* (Ernst, Bernard, 1912), *Dictiostegia orobanchoides* (Johow, 1889), *Apteria setacea* (Johow, 1885), *Gymnosiphon tenella*, *G. suaveolens* (Treub, 1883b; Schmid, 1917), а также исследованные нами *B. sellowiana*, *B. disticha*, *B. tenella*, *Gimnosiphon squamatum*, *Dictyostegia pudieana* (рис. 25, *1—5*). В отношении *Apteria setaceae* и *Dictiostegia orobanchoides* нами были получены результаты, подтверждающие данные предшествующих исследований (Johow, 1885, 1889). Зародыши этих растений состоят всего из 4—8 клеток и образуют типичные фигуры квадрантов и октантов, характерные для зародышей с Т-образной формой тетрады бластомеров.

Сем. **Corsiaceae**. Сведения об этом семействе, включающем два бесхлорофилльных рода *Corsia* и *Arachnites*, крайне скудны. Близкое родство этих растений с Бурманниевыми отмечают Энглер (Engler, 1889), Шмук-

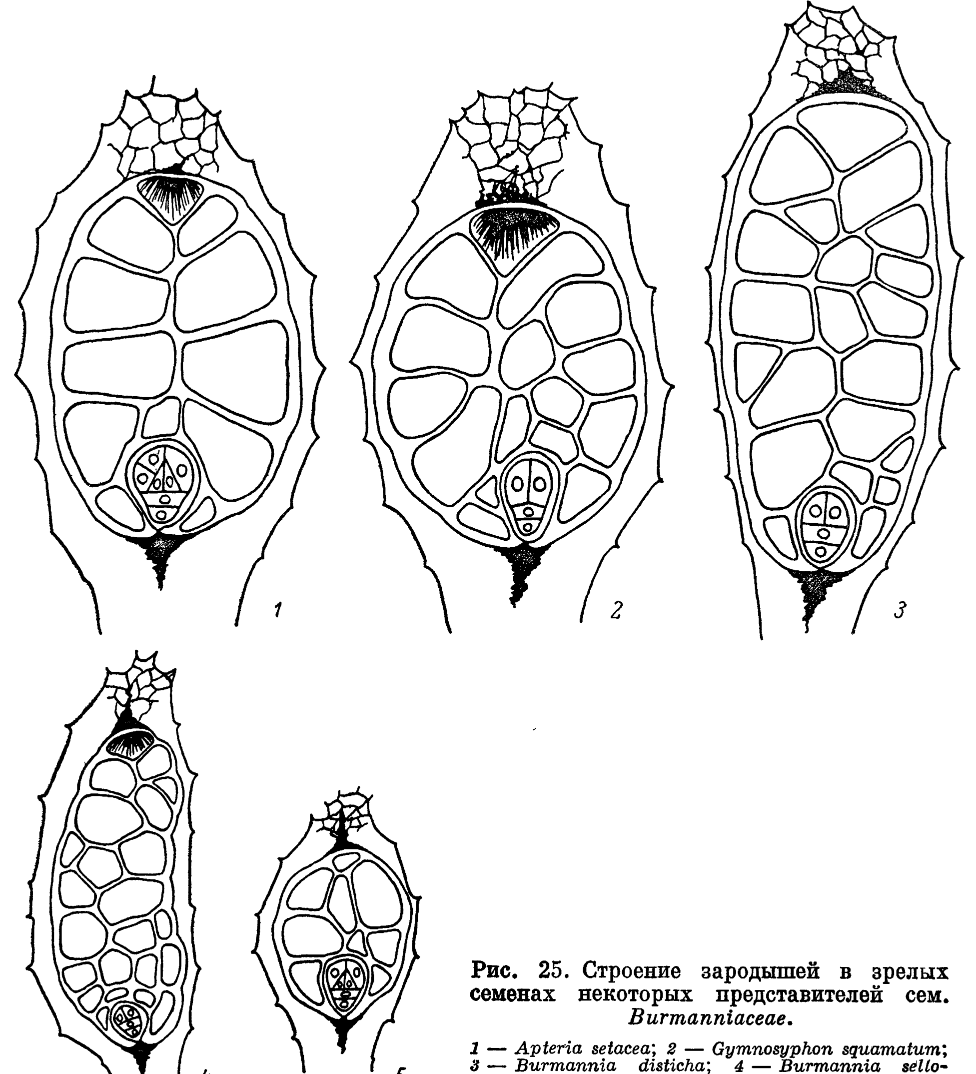


Рис. 25. Строение зародышей в зрелых семенах некоторых представителей сем. *Burmanniaceae*.

1 — *Apteria setacea*; *2* — *Gymnosyphon squamatum*; *3* — *Burmannia disticha*; *4* — *Burmannia sellowiana*; *5* — *Dictiostegia orobanchoides*.

кер (Schmucker, 1959a) и А. Л. Тахтаджян (1966). Строение зародышей в зрелых семенах не известно.

Сем. **Triuridaceae.** Семейство представлено двумя аллелопаразитными родами *Sciaphila* и *Triuris*. Специализированный фагоцитоз (толипофагия) гиф микоризного гриба в клетках подземных органов этих растений, их бесхлорофилльность и редукция листового аппарата свидетельствуют о высоком уровне функциональной специализации (Poulsen, 1906; Schmucker, 1959a).

Зародыш *Sciaphila maculata* представлен сравнительно малоклеточной стадией глобулярного проэмбрио. Тело проэмбрио слабо дифференцировано на эмбриодерму и основную ткань (рис. 24, *4*). Эти данные соответствуют в общих чертах более ранним наблюдениям строения зародышей в зрелых семенах *S. schwackeana* (Johow, 1889) и *Sciaphila* sp. (Wirz, 1910).

Сем. **Petrosaviaceae.** Сюда относят два рода *Petrosavia* и *Protolirion*, представленные бесхлорофилльными растениями с редуцированным листовым аппаратом (Krause 1930; Buxbaum, 1925; Schmucker, 1959a). Перси Грум (Percy Groom, 1895) нашел, что у *Protolirion paradoxum*

(*Petrosavia stellaris*) структура корней соответствует таковой у представителей семейств *Burmanniaceae* и *Gentianaceae* — отсутствуют корневые волоски, хорошо развита первичная кора, клетки которой заполнены гифами микоризного гриба, центральный цилиндр небольшой, сосудов мало. Семена у представителей семейства мелкие, с маленьким недифференцированным зародышем (Hutchinson, 1959).

Таким образом, сравнительное изучение строения зародышей в зрелых семенах растений с третьей формой паразитизма показывает, что редукция структур зародыша и здесь коррелирует со степенью и способом аллелопаразитизма. Для всех изученных растений характерна далеко зашедшая общая редукция зародышей и дифференциальная редукция, приводящая к полной элиминации семядолей и эпикотиля и гистогенной редукции радикулы. Расположение зародышей в зрелых семенах (в их соотношении с эндоспермом) и большая меристематичность базальной области редуцированных зародышей — эти признаки отчетливо указывают на определенную форму дифференциальной редукции, обусловленную характером послесеменной активности зародыша-протосомы.

ПОСЛЕСЕМЕННОЕ РАЗВИТИЕ И МЕТАМОРФОЗ У ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ СЕМ. *PYROLACEAE*

Начало изучению особенностей послесеменного развития высокоспециализированных микотрофных растений на примере представителей сем. *Pyrolaceae* было положено Веленовским (Velenovsky, 1892, 1905, 1907). Веленовский на основании полевых наблюдений сформулировал гипотезу, согласно которой в жизненном цикле спорофита некоторых грушанок можно выделить две генерации: подземную генерацию, названную им «прокауломом», живущую вполне паразитически за счет микоризного гриба, и надземную генерацию — облиственные, зеленые генеративные побеги, которые существуют за счет фотосинтеза и биопродуктов микоризы. Прокаулом представляет собой, по мнению Веленовского, нечто среднее между стеблем и корнем и по своей структурной организации сходен с подземными образованиями у представителей семейств *Orobanchaceae* и *Balanophoraceae*.

Как мы уже видели, зародыши в зрелых семенах *Pyrola*, *Moneses*, *Hypopitys* представлены немногочисленными овальными образованиями, в которых можно различить эмбриодерму, базальную меристему и основную ткань (*Pyrola*, *Moneses*), либо эти зародыши состоят из 2—5 гистологически недифференцированных клеток (*Hypopitys* и др.). При прорастании семени грушанок и вертляниц происходит униполярное развитие проростка из базальной области зародыша. Апикальная область зародыша остается в семени, где и отмирает (рис. 26, *1—3*), выполнив гаусториальную функцию в эндосперме (Christoph, 1921; Rauh, 1937; Francke, 1934—1935; Lück, 1940, 1941; Lihnell, 1942). Проросток-протосома развивается униполярно и ветвится (рис. 26, *4—6*). Каллюсообразного разрастания (клубенька) не образуется. Линель (Lihnell, 1942) отметил, что вегетативное развитие проростков на искусственной среде до образования генеративных побегов может продолжаться по меньшей мере в течение трех с половиной лет. Становление биполярной организации происходит при переходе к половому воспроизведению за счет образования адвентивных побегов.

Таким образом, и здесь мы обнаруживаем типичную, хотя и своеобразную картину метаморфоза — смену униполярного биполярным способом развития и организации, некроз тканей, выполнивших свою функцию, становление структур биполярной организации из вторичных меристематических очагов (Терёхин, 1968б; Терёхин, Никитичева, 1968).

При изучении Грушанковых нельзя не обратить внимания на одну весьма характерную для этой группы растений особенность развития.

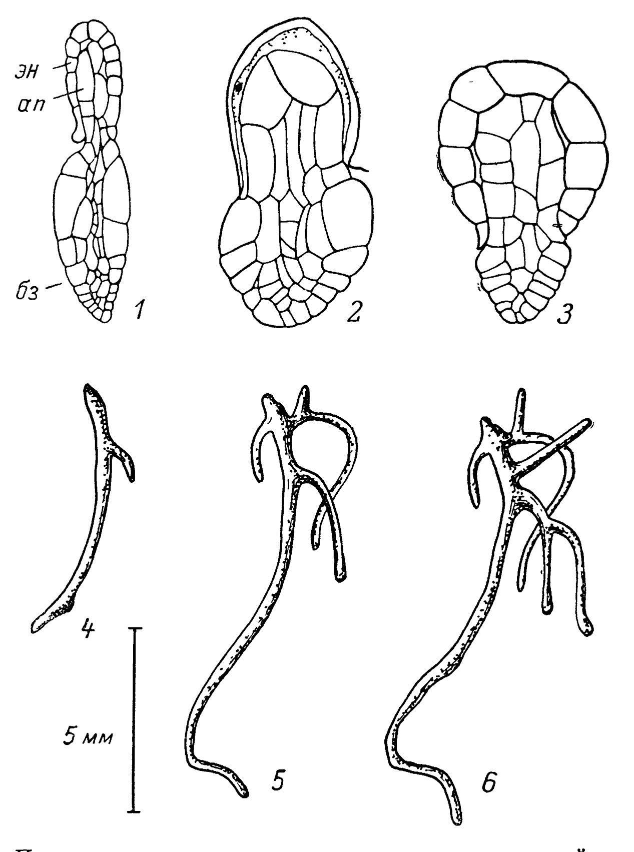


Рис. 26. Послесеменное развитие некоторых представителей сем. *Pyrolaceae*.

1 — *Pyrola rotundifolia*; *2* — *Orthilia secunda*; *3* — *Moneses uniflora* (по: Lück, 1940); *4—6* — *P. rotundifolia* (по: Lihnell, 1942). *ап* — апикальный полюс зародыша; *бз* — базальный полюс зародыша; *эн* — эндосперм.

Вскоре после начала прорастания (для разных видов с разными уровнями специализации этот период различен) развитие проростка приостанавливается и в естественных условиях продолжается далее только в случае контакта с подходящим грибным мицелием (Francke, 1934—1935; Lück, 1940, 1941; Lihnell, 1942, и др.). Гриб внедряется в ткани, расположенные под морфогенетически активной верхушечной зоной проростка. У более специализированных видов (*Hypopitys*) приостановка развития происходит онтогенетически раньше.

Интересно отметить, что заложение и развитие органов полового воспроизведения у некоторых грушанок (*Pyrola*, *Orthilia*) происходит в два этапа (Терёхин, 1962г) Сначала образуются многолетние корневища, а уже в них в каждый вегетационный сезон закладывается один или несколько генеративных побегов.

ЭВОЛЮЦИЯ ПРОТОСОМЫ

Остановимся на некоторых основных тенденциях в эволюции подземных стадий послесеменного развития спорофита.

Сем. **Pyrolaceae.** Специализация послесеменной стадии развития спорофита в сем. Грушанковых идет в направлении все более глубокого преобразования корневых структур в структуры протосомы. Здесь можно выделить два этапа специализации. Представителем первого может служить *Pyrola rotundifolia*. Проросток-протосома этого растения развивается из базальной области зародыша и до начала контакта с микоризным грибом проходит две стадии асимбиотического развития: конусовидную и ци-

линдрическую. К этому времени запасы питательных веществ в эндосперме иссякают и развитие протосомы приостанавливается до контакта с микоризным грибом, который активно проникает в ткани базальной области проростка (Christoph, 1921; Lück, 1941).

Веленовский (Velenovsky, 1907) предполагал, что, в отличие от более высокоспециализированных *Moneses* и *Hypopitys*, проросток *P. rotundifolia* развивается после контакта со своим паразитным грибом биполярно, т. е. обычным для автотрофного растения образом. Однако Рау (Rauh, 1937) и Люк (Lück, 1940) высказали сомнение относительно того, что способ прорастания *Pyrola* может значительно отличаться от такового у *Moneses* и *Hypopitys*. Вскоре Линель (Lihnell, 1942) доказал экспериментами по прорастанию семян *Pyrola* и *Hypopitys* справедливость этих сомнений: протосома *P. rotundifolia* в течение 3.5 лет развивалась униполярно.

В результате длительных полевых наблюдений за развитием *P. rotundifolia* нам удалось обнаружить, что у этого растения протосома дает начало корневищу, и уже на этом последнем образуются генеративные побеги. Таким образом, здесь мы обнаруживаем тот же способ развития, что и у *Moneses* и *Hypopitys*, но между протосомой и генеративным побегом здесь как бы вклинивается дополнительная структура — корневище. Присутствие корневища, органа, характерного для автотрофных растений, свидетельствует о более низком уровне специализации спорофита *Pyrola* в сравнении со спорофитами *Moneses* и *Hypopitys*. У *P. rotundifolia* протосома, в отличие от протосом *Moneses* и *Hypopitys*, после развития корневища отмирает, и в этом мы видим еще одно различие в уровнях специализации спорофитов данных растений в направлении паразитизма.

В отличие от *Pyrola*, у *Hypopitys* асимбиотическое прорастание затруднено и асимбиотический проросток протосомы развивается самостоятельно только до конусовидной стадии (Francke, 1934—1935; Lück, 1941; Lihnell, 1942). У *Moneses uniflora*, *Hypopitys monotropa*, *Monotropa uniflora* и, по-видимому, у *Pterospora andromeda*, *Sarcodes sanguinea* и других вертляниц протосома существует очень долго, вероятно в течение всего онтогенеза. Вегетативное размножение осуществляется здесь за счет образования новых генеративных побегов на ветвящейся протосоме (C^3-состояние протосомы).

Для всех Грушанковых в послесеменном развитии характерна стадия поиска питающего субстрата, выраженная в состоянии ожидания атаки микоризного гриба. Эта стадия имеет вид типичного A-состояния униполярно развивающейся в этот период протосомы. B-состояние протосомы у Вертляницевых нет в связи с характером ее размножения путем ветвления первичной A-протосомы. Очевидно, формула послесеменного развития в этом семействе может быть представлена для всех изученных его представителей сочетанием символов AC^3-состояния протосомы (см. табл. 2).

В сем. Грушанковых мы обнаруживаем те же формы эволюционного преобразования послесеменной стадии спорофита, что и в рассмотренных выше группах ксенопаразитов. Как у Норичниковых и Заразиховых, в эволюции послесеменной стадии развития спорофита Грушанковых мы обнаруживаем уже закончившийся в сущности процесс субституции основного побега адвентивными структурами на основе образования новой для этих растений структуры — протосомы.

Сем. **Gentianaceae.** Фигдор (Figdor, 1897) нашел в природе молодые проростки *Cotylanthera tenuis*. Автор отмечает, что у зародыша прорастает только его базальный (корневой) полюс, в то время как его терминальная (неактивная) область остается в семенной оболочке. Анатомия зрелого семени также вполне определенно свидетельствует об активности базальной области проэмбрио в ранние периоды прорастания. Опираясь на данные Фигдора, можно думать, что у паразитных видов семейства также представлены A- и C^3-состояния протосомы.

Сем. **Burmanniaceae** и **Thismiaceae.** Строение зрелого семени Бурманниевых показывает, что протосома этих растений развивается из базального полюса проэмбрио. Джонкер (Jonker, 1938) сообщил, что представители секции *Foliosa* рода *Burmannia* имеют многолетние корневища, что сближает их по уровню специализации с *Pyrola* (*Pyrolaceae*). В то же время остальные представители семейства обладают типичными протосомами (подобными таковым *Moneses* или *Hypopitys*) на протяжении всего их жизненного цикла (Johow, 1889; Ernst, Bernard, 1912; Goebel, Suesenguth, 1924; Rauh, 1937; Schmucker, 1959a, и др.). Известно, что для *Burmannia coelestis* характерен прокаулом с главным телом и огрибленными ответвлениями. *B. candida* (так же как и виды *Thismia*) имеет толстые короткие прокауломы, из которых эндогенно возникают генеративные побеги.

Для *Thismia lutzenburgii* и *Burmannia championii* характерно присутствие *B*-состояния протосомы (Johow, 1889; Rauh, 1937; Schmucker, 1959a, и др.). Однако у других видов *B*-состояние протосомы, очевидно, не выражено, а встречаются только два состояния — *A* и C^3.

Сем. **Triuridaceae.** Строение зрелого семени и уровень дифференциации зародышей свидетельствуют о том, что проросток *Sciaphila* развивается из базального полюса проэмбрио.

Таким образом, для всех изученных представителей группы растений с третьей формой паразитизма характерна высокая специализация способов послесеменного развития и строения проростков-протосом. Сходное в общих чертах направление этой специализации указывает еще раз на общность факторов их эволюции.

ВНУТРИСЕМЕННОЙ ПЕРИОД РАЗВИТИЯ ЗАРОДЫША

Сем. **Pyrolaceae.** Поскольку представители семейства значительно различаются между собой по степени редукции зародышей, они дают благоприятный материал для изучения модусов морфогенетических эволюционных преобразований. В то же время изученные представители Грушанковых характеризуются высокой степенью общности начальных этапов эмбриогенеза. Для выявления этого единства существенное значение имеют некоторые особенности эмбриогенеза, на которые ранее не было обращено внимания.

Впервые эмбриогенез в сем. Грушанковых был исследован Суэжем (Souèges, 1939b) на примере *Pyrola rotundifolia*. По классификации Суэжа, развитие зародыша *P. rotundifolia* должно быть отнесено к III мегархетипу, серии *A*, второго периода. Во второй период его классификации типов эмбриогенеза относятся все те растения, в развитии зародыша которых базальная клетка проэмбрио не принимает никакого участия. Однако проведенное нами детальное изучение зародыша грушанок и вертляниц показало, что Суэж упустил из виду одну весьма существенную подробность эмбриогенеза этих растений. Суэж полагал, что у *P. rotundifolia* элемент *n′* происходит от *ca* через *cd* в результате деления *ci*. Он считал также, что *n′* совместно с *cb* образует суспензор *s*, который находится в области микропилярного гаустория эндосперма и отмирает вместе с гаусторием, тогда как элемент *n*, также происходящий от *ca* через *ci*, в дальнейшем образует *co*, т. е. медианную часть чехлика корня.

Такое толкование эмбриогенеза *Pyrola* ошибочно, и ошибка Суэжа объясняется весьма интересным явлением, которое было упущено им из виду: вслед за первым делением ядра базальной клетки *cb* одно из дочерних ядер отходит в базальную область вытянувшегося в трубку проэмбрио, а другое — в сторону апикальной клетки (Терёхин, 1962а, 1962б). У клеточной перегородки, разделяющей обе дочерние клетки, образуются вакуоли, и создается впечатление, что дочерняя клетка *n′*, примыкающая к апикальному комплексу клеток, происходящему от *ca*, этому же

комплексу и обязана своим происхождением. В действительности эта клетка (клетка *m* или *d* в настоящем исследовании) происходит от *cb* (рис. 27, *I*).

В результате исследования последующих этапов развития зародыша грушанок и вертляниц было выяснено, что элемент *n'* не только происходит от базальной клетки двуклеточного проэмбрио *cb*, но и занимает в структуре зародыша то положение, которое Суэж приписывал элементу *n*. Таким образом, даже если исходить из системы Суэжа, развитие зародыша грушанок и вертляниц должно быть отнесено не ко второму, а к первому периоду.

Интересно, что Вейе-Бартошевская (Veillet-Bartochewska, 1958, 1959, 1960a), изучавшая эмбриогенез у представителей порядка *Ericales*, в одной из последних работ пришла к выводу, что изученная ею *Clethra alnifolia* по способу развития зародыша должна быть отнесена к первому, а не ко второму периоду системы Суэжа.

Явление перемещения ядер в клетках проэмбрио Грушанковых не только позволило найти ключ к правильной интерпретации эмбриогенеза этих растений, но и установить общую для этой группы растений черту эмбриогенетического развития.

Рассмотрим некоторые другие особенности эмбриогенеза Грушанковых. Одной из таких особенностей является, по нашему мнению, значительная вариабельность в поведении разных бластомеров зародыша на средних и поздних этапах эмбриогенеза. Эмбриогенез у относительно менее специализированной *Orthilia secunda* и более специализированного *Moneses uniflora* являет собой переход к таким крайним формам специализации эмбриогенеза, которые представлены *Hypopitys*, *Allotropa*, *Monotropa*.

Как можно видеть из рис. 27, *I*, зигота *O. secunda* после проникновения внутрь эндосперма делится в терминальной области поперечной перегородкой. Каждая из вновь образовавшихся таким образом дочерних клеток также делится поперечно, образуя линейную тетраду бластомеров. Однако вполне сформированный нитевидный проэмбрио состоит часто не из 4, а из 5—6 клеток, расположенных друг над другом. При этом самые верхние этажи клеток образуются в результате дополнительного поперечного деления дочерних клеток от *ci* (рис. 27, *I*). Таким образом, в формировании нитевидного проэмбрио обнаруживается некоторая вариабельность, которая усугубляется еще и тем, что в отдельных случаях бластомер *ca* делится не поперечной, как обычно, а продольной перегородкой, формируя Т-образную тетраду бластомеров.

Дальнейшую судьбу бластомеров в этом варианте развития нам проследить не удалось. Обычно же бластомер *ca* делится поперечно, образуя элементы *l* и *l'* (это соответствует обозначениям *cc* и *cd* в нашей работе 1962 г.). Однако обозначение этих бластомеров через *l* и *l'* более правильно, поскольку, как мы уже выяснили, способ развития зародыша этих растений не может быть отнесен ко второму периоду по системе Суэжа. Далее клетки этажей *l*, *l'*, *m*, *c* или *d* и *f* верхней и нижней дочерних клеток от *m* делятся продольными перегородками, при этом последовательность делений по этажам и положение вертикальных перегородок внутри этажей также варьирует (рис. 27, *I*). Варьирует и ориентация делений в этажах *m* и *d*. Повторными вертикальными делениями в этажах *l* и *l'* образуются верхние и нижние октанты, а за ними следуют периклинальные деления, маркирующие дифференциацию эмбриодермы. Иногда типичные картины дифференциации эмбриодермы в этаже *l* нарушаются. Антиклинальные деления в клетках эмбриодермы происходят сопряженно со специфическим процессом смещения положения клеток относительно друг друга.

Нетрудно заметить, что нарушения строгой детерминированности развития при дифференциации эмбриодермы, изменение положения клеток созревающего зародыша, отсутствие дифференциации периблемы

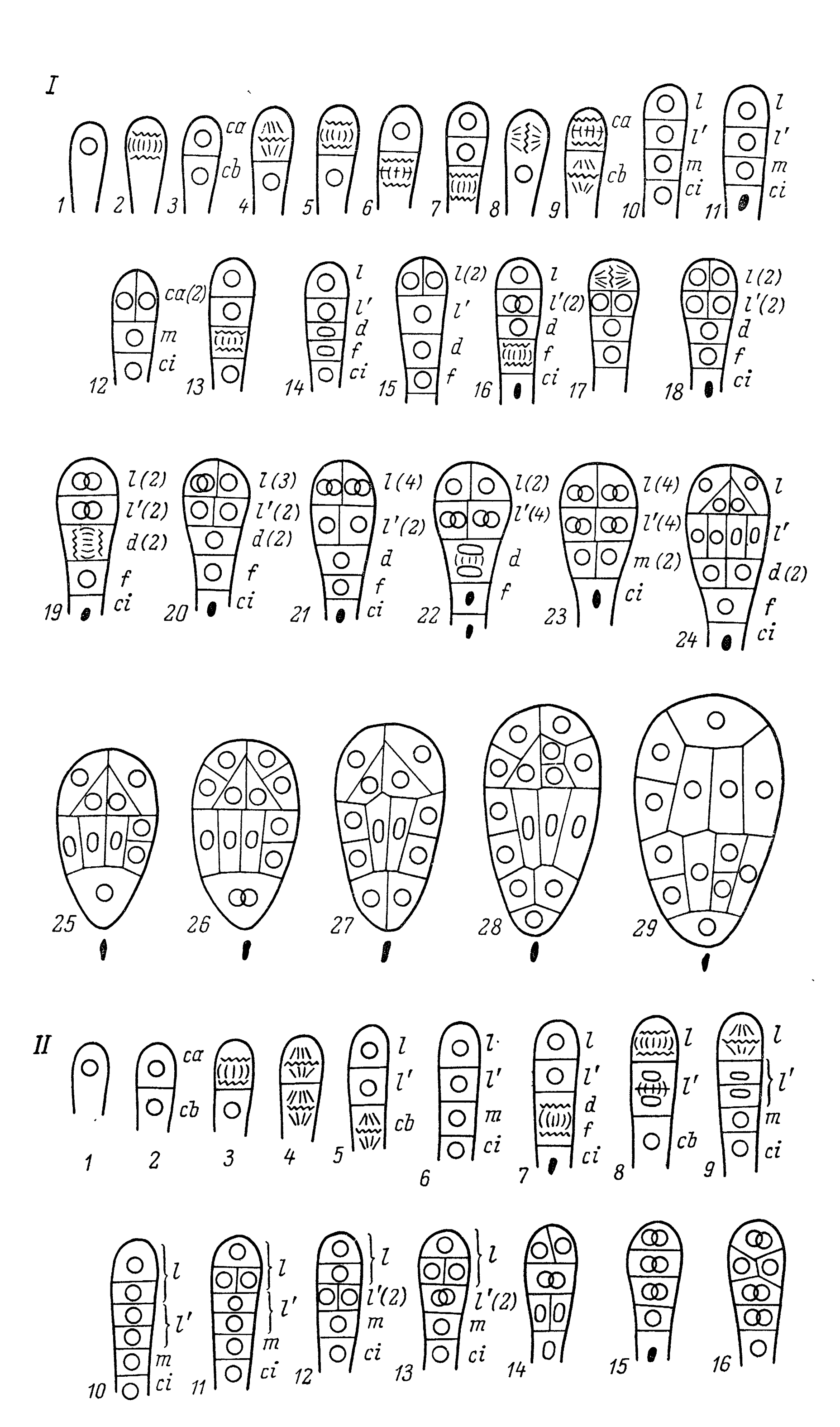


Рис. 27. Эмбриогенез некоторых представителей сем. *Pyrolaceae*.

I — *Orthilia secunda*; *II* — *Moneses uniflora*; *III* — *Hypopitys monotropa*; *IV* — *Monotropa uniflora*; *V* — *Allotropa virgata*.

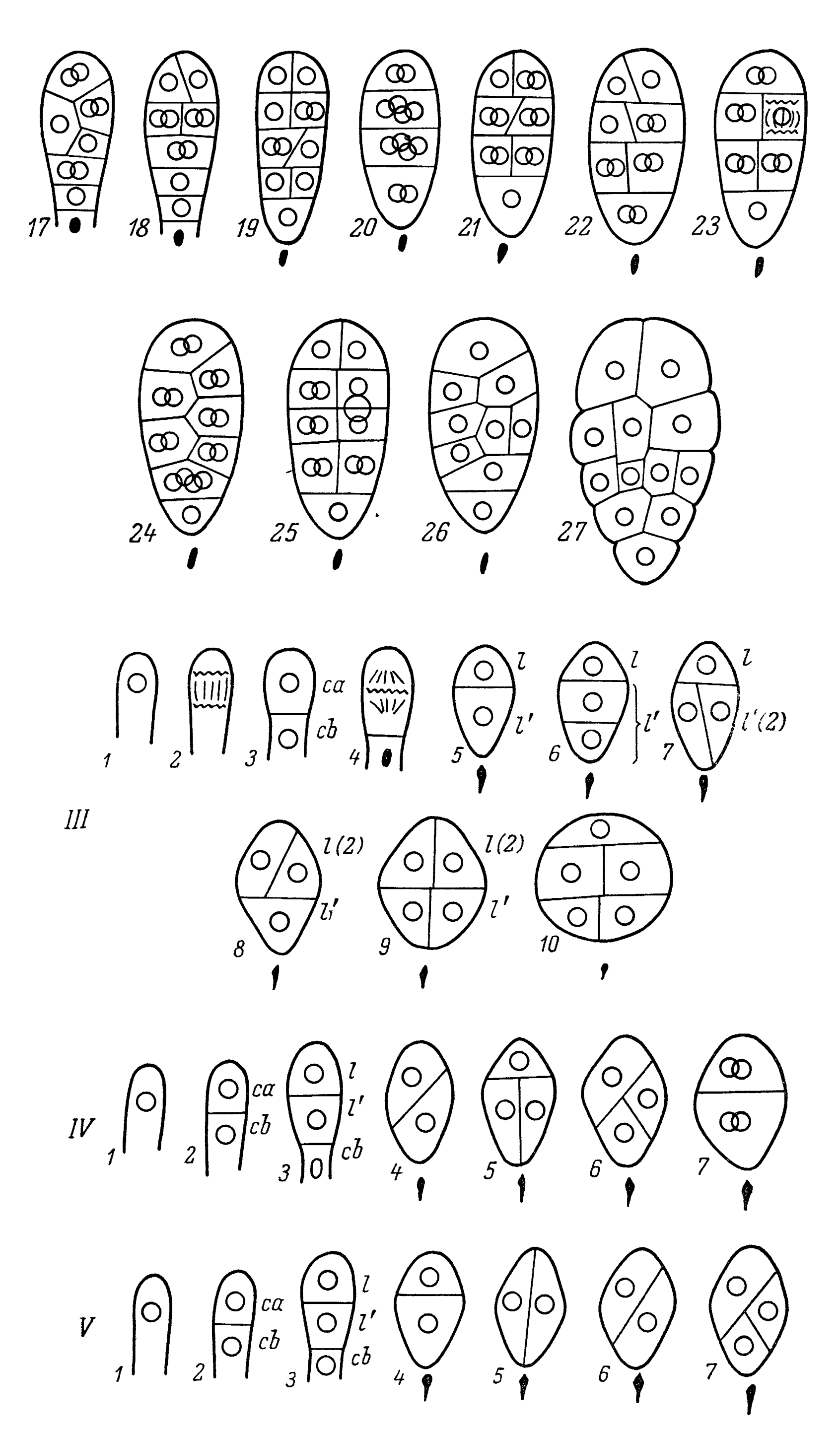


Рис. 27 (*продолжение*).

и плеромы — все эти явления общие и для зародышей Грушанковых, и для зародышей Заразиховых, и, по-видимому, для зародышей всех высокоспециализированных паразитных растений.

По сравнению с эмбриогенезом *O. secunda* эмбриогенез *Moneses uniflora* характеризуется следующими особенностями. При общности первых этапов эмбриогенеза у обоих растений на средних этапах развития эмбриогенез *M. uniflora* отличается значительно более высокой вариабельностью в поведении бластомеров, особенно тех из них, которые произошли от *ca* (рис. 27, *II*). Морфогенетическая активность клеток апикальной области проэмбрио *M. uniflora* затухает значительно раньше, чем у *O. secunda*, еще до дифференциации эмбриодермы.

У исследованных нами наиболее высокоспециализированных представителей семейства — *Hypopitys monotropa*, *Allotropa virgata* и *Monotropa uniflora* — редукция автотрофной организации зародыша зашла наиболее далеко (Терёхин, 1962а, 1962б, 1962в, 1962г; Терёхин, Яковлев, 1967). Особенности начальных стадий развития зиготы у *H. monotropa*, *A. virgata*, *M. uniflora* не оставляют сомнений в принципиальном единстве их эмбриогенеза с эмбриогенезом остальных Грушанковых. В сущности весь эмбриогенез у этих растений сводится к 2—4 делениям, и важна при этом стабильность признаков, характеризующих первое деление (положение и место перегородки, время деления и т. п.), и вариабельность ориентации и последовательности второго и последующих делений (рис. 27, *III—V*).

С формальных позиций классификации Суэжа эмбриогенез *Monotropa*, *Hypopitys* и *Allotropa* должен быть отнесен ко второму периоду его системы, так как в эмбриогенезе этих растений базальная клетка *cb* не принимает участия в построении тела зародыша. Однако было бы ошибкой сделать такое заключение, поскольку имеется достаточно много признаков, не оставляющих сомнения в общности эмбриогенеза этих растений с эмбриогенезом остальных Грушанковых. Сходство эмбриогенетического развития указывает определенным образом на единственно возможный способ эволюционных изменений зародышей — терминальную аббревиацию, осуществляющуюся путем последовательной элиминации конечных этапов развития. Очевидно при этом, что явления редукции сопровождаются ослаблением жесткой детерминации в эмбриогенезе; причем это ослабление проявляется на все более и более ранних этапах эмбриогенеза (*Orthilia—Moneses—Hypopitys*).

Сем. **Gentianaceae.** Сведения о развитии зародышей паразитных представителей семейства очень скудны. Известно, что в результате первых делений у *Voyria coerulea*, *V. trinitatis*, *V. uniflora*, *V. tenella*, *Cotylanthera tenuis*, *Voyriella parviflora* и *Leiphaimos* sp. образуется линейная тетрада бластомеров, а затем апикальные клетки проэмбрио делятся вертикальными перегородками; на этом развитие зародыша заканчивается (Johow, 1885, 1889; Figdor, 1897; Oehler, 1927). Таким образом, наблюдаемая в ряду паразитных видов этого семейства редукция зародыша в зрелом семени происходит на фоне сходства начальных этапов эмбриогенеза. Редукция зародышей и здесь происходит, как видно, путем последовательной терминальной аббревиации.

Сем. **Burmanniaceae.** У исследованных видов рода *Burmannia* (*B. coelestis*, *B. candida*, *B. capitata*, *B. javanica*) и *Apteria setacea* зигота и базальная клетка двуклеточного проэмбрио делятся поперечными перегородками. Апикальная клетка делится продольно однажды или дважды, и на этом развитие зародыша заканчивается (Treub, 1883b, Johow, 1885, 1889; Ernst, 1909; Ernst, Bernard, 1911—1912). В некоторых случаях (у *Apteria setacea*) в клетках квадрантов закладываются периклинальные перегородки, означающие дифференциацию эмбриодермы (рис. 28). С другой стороны, эмбриогенез у *B. coelestis* и *B. candida* может быть завершен на 3-, 4- и 6-клеточной стадии развития

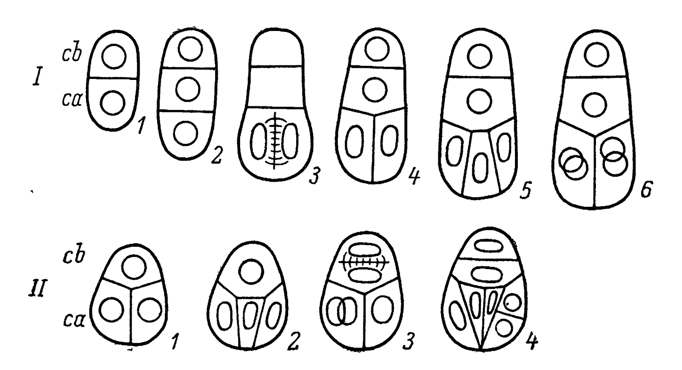


Рис. 28. Эмбриогенез некоторых представителей сем. *Burmanniaceae*.
1 — Burmannia disticha; *2 — Apteria setacea*.

(Ernst, 1909; Schmid, 1917; наши наблюдения над эмбриогенезом *B. disticha*). Вариабельность конечных этапов эмбриогенеза при стабильном характере первых делений у Бурманниевых — еще одно очевидное свидетельство редукции посредством последовательной элиминации конечных стадий развития.

Данные по эмбриогенезу рода *Thismia* весьма противоречивы (Meyer, 1909; Ernst, Bernard, 1911; Schmid, 1917, Pfeiffer, 1918; Goebel, Suessenguth, 1924).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Изучение аллелопаразитных растений с третьим способом чужеядности позволяет прийти к следующим заключениям:

1) структурные, эволюционные преобразования зародышей аллелопаразитов характеризуются явлениями редукции и субституции; 2) общая редукция зародышей тем более выражена, чем более специализирован в направлении паразитизма тот или другой вид аллелопаразитного растения; 3) форма дифференциальной редукции соответствует способу перехода проростков спорофита к чужеядному питанию, у зародышей полностью элиминируются семядоли и эпикотиль и происходит гистогенная редукция радикулы при сохранении морфогенетического потенциала в базальной области проэмбрио; 4) для всех изученных видов характерно послесеменное развитие с метаморфозом; 5) форма метаморфоза коррелирует со способом перехода растений к чужеядности; 6) основной модус осуществления структурных эволюционных преобразований зародыша — последовательные терминальные преобразования.

ЭВОЛЮЦИОННЫЕ ПРЕОБРАЗОВАНИЯ ЗАРОДЫШЕЙ У РАСТЕНИЙ С ЧЕТВЕРТОЙ ФОРМОЙ ПАРАЗИТИЗМА (ФОРМА «ORCHIDACEAE»)

В эту группу растений мы относим одно большое сем. *Orchidaceae* (включая *Apostasioideae*).

ЗАРОДЫШИ В ЗРЕЛЫХ СЕМЕНАХ

Сем. Орхидных представлено в основном весьма высокоспециализированными формами аллелопаразитных консорциев. Тем не менее в семействе могут быть отмечены значительные различия в уровнях специализации тех или иных признаков.

Основные тенденции здесь в целом те же, что и в других исследованных группах паразитных покрытосеменных растений: усиление обли-

гатности паразитизма, совершенствование процесса чужеядности (выраженного, как и у других аллелопаразитов, в форме фагоцитоза гиф микоризного гриба), интенсификация производства семян, снижение активности фотосинтезирующего аппарата, все более ранний (онтогенетически) переход спорофита к чужеядному питанию.

На примере представителей семейства можно пытаться проследить эволюцию отдельных систем; однако очень трудно установить отдельные этапы эволюции (уровни специализации) на основе сопряженного анализа различных эволирующих комплексов. В отношении Орхидных, как и в отношении ранее рассмотренных групп паразитных растений, мы использовали единственно возможный критерий уровня специализации — величину отличий совокупности признаков паразитных растений от признаков фотоавтотрофных растений.

Хотя для всех Орхидных характерно преобразование радикулярной области зародыша в гаусториальные фагоцитарные структуры, адвентивные микоризные корни у сравнительно менее специализированных зеленых орхидей, таких как *Bletilla*, *Thunia*, более близки по способу образования и строению к корням автотрофных растений, нежели к гаусториальным системам почти или совсем бесхлорофилльных *Corallorhiza* и *Epipogium*.

Всем Орхидным свойствен общий специализированный тип фагоцитоза — толипофагия, а также особый способ перехода к чужеядности, который заключается в том, что контакт цветкового растения с гифами микоризного гриба происходит еще до начала морфогенетической активности зародыша спорофита. Контакт паразита и растения-хозяина происходит во время набухания семени, через семенной шов и прорванную оболочку семени (Bernard, 1899, 1909; Rauh, 1937). Гифы гриба внедряются в зародыш, используя механизм гемолитической активности (Harley, 1959, и др.). Внедрение гиф микоризного гриба в клетки зародыша стимулирует его морфогенетическую активность.

В процессе функциональной эволюции Орхидных происходило усиление взаимной зависимости партнеров по аллелопаразитному симбиозу. Для некоторых видов *Bletilla* (например, для *B. hyacinthina*) и для *Sobralia macrantha*, имеющих хорошо развитые зеленые листья, Бернар (Bernard, 1909) и Бургефф (Burgeff, 1936) отмечают возможность асимбиотического (без микоризного гриба) прорастания и развития. Нерегулярное заражение грибом адвентивных корней и независимое развитие *Bletilla* в присутствии витаминов (в случае выращивания на искусственной питательной среде) — факты, свидетельствующие в пользу сравнительно малой специализации названных орхидей (Burges, 1936; Mariat, 1952, и др.).

Интересно, что для указанных выше *Bletilla* и *Sobralia* и близких к ним по габитусу и особенностям развития *Thunia*, *Epidendrum*, *Polystachia*, *Platyclinis*, *Dendrochilum* характерно наличие в зрелых семенах зародышей с зачатками семядолей (Treub, 1879; Pfitzer, 1889; Bernard, 1909; Rendle, 1930; Burgeff, 1936; Swamy, 1949; Поддубная-Арнольди, Селезнева, 1957; 1965; Терёхин, Никитичева, 1968).

Симбиотическое прорастание в естественных условиях — явление несравненно более обычное для орхидей, нежели случаи асимбиотического развития, хотя они известны и у некоторых более специализированных орхидей, например у *Laelia*, *Cattleya*, некоторых видов *Cymbidium* (Burgeff, 1936, 1954). У последних возможности асимбиотического развития очень ограничены: вскоре после начала асимбиотического прорастания развитие их останавливается и продолжается лишь после контакта с микоризным грибом. Нерегулярность заражения грибом адвентивных корней или развитие на них корневых волосков отмечены у многих сравнительно менее специализированных зеленых орхидей, и в частности у *Cypripedium calceolus*, видов *Orchis*, у *Aplectrum hiemale* и других растений

(Burgeff, 1936; Vermeulen, 1947; Schumcker, 1959a, и др.). Нормальное развитие при полном отсутствии микоризного гриба было отмечено у *Calypso borealis* (Schmucker, 1959a). Присутствие некоторого количества корневых волосков на адвентивных корнях отмечено даже у некоторых слабо хлорофиллоносных орхидей, таких как *Limodorum abortivum* или *Galeola hydra* (Schmucker, 1959a).

Обычные симбионты Орхидных — базидиомицеты (как правило, гименомицеты) из родов *Rhizoctonia*, *Marasmium*, *Xerotus*, *Armillaria*, *Corticum*, *Fomes*. Интересно в этой связи отметить, что эволюционный переход Орхидных к бесхлорофилльному существованию обычно связан со сменой гриба-микоризообразователя. Было обнаружено, что у *Corallorhiza*, *Epipogium*, *Didymoplexis* и других бесхлорофилльных орхидей микоризные грибы иные, чем у большинства зеленых (Schmucker, 1959a).

Существенным признаком, указывающим на тенденцию утраты автотрофных способов питания по мере специализации к паразитизму, может служить эволюция протокорма (зародыша-протосомы). Для некоторых менее специализированных паразитных форм с развитыми аппаратами дополнительного автотрофного питания характерен короткий период развития и существования протокорма, например, у *Angraecum*, *Vanda*, *Phalaenopsis* (Harley, 1959). Хотя этот признак в пределах семейства может варьировать от рода к роду или даже от вида к виду, в пределах одного рода (короткое существование протокорма у *Orchys morio* и длительное, в течение многих лет, у *O. ustulata*), тем не менее для группы бесхлорофилльных орхидей типично в общем более длительное существование протокорма.

Отчетливое направление к постепенной редукции хлорофиллоносного аппарата у Орхидных означает угасание фотосинтетической активности. Здесь очевиден постепенный переход от групп с хорошо развитой системой зеленых листьев к группам почти бесхлорофилльных растений с листьями, редуцированными до чешуй.

В настоящее время среди Орхидных известны следующие более или менее бесхлорофилльные растения с редуцированными листовым аппаратом: *Stereosandra*, *Lecanorchis*, *Galeola*, *Cyrtosia*, *Limodorum*, *Aphyllorchis*, *Gastrodia*, *Didymoplexis*, *Cystorchis*, *Neottia*, *Yoania*, *Wullschlaegelia*, *Hexaplectris*, *Malaxis*, *Corallorhiza*, *Epipogium* некоторые виды *Pachychilus*, *Epipactis*, *Zeuxine*, а также *Goodyera repens*, *Myrmechis glabra*, *Vanilla aphylla*, *Bletilla aphylla*, *Pogonia dilatata*, *Cymbidium macrorhizum* (Pfitzer, 1889; Schlechter, 1927; Burgeff, 1932; 1936; Montfort, 1940; Schaede, 1948; Поддубная-Арнольди, Селезнева, 1957; Schmucker, 1959a). Все эти растения имеют вполне типичный для паразитов облик и являются, несомненно, более специализированными паразитами, чем их зеленые родственники.

Тенденция от зеленых к бесхлорофилльным формам в сем. Орхидных в общем совпадает с направлением эволюции других исследованных признаков. Однако следует иметь в виду, что в отдельных группах признак большей или меньшей бесхлорофилльности может весьма варьировать. Так, в роде *Zeuxine* встречаются как зеленые, так и более или менее голопаразитные (*Z. purpurescens*) растения (Burgeff, 1932; Schmucker, 1959a). Высокая степень флюктуации хлорофиллоносности характерна для родов: *Bletilla*, *Cephalanthera*, *Epipactis*, *Pogonia*, *Vanilla*, *Cystorchis*, *Pahychilus*, *Zeuxine*, *Cymbidium*, *Platanthera*, а также видов *Corallorhiza innata*, *Cephalanthera alba*, *Epipactis latifolia* (Schlechter, 1927; Burgeff, 1932; Renner, 1938; Поддубная-Арнольди, Селезнева, 1957; Schmucker, 1959a, и др.). Бургефф (Burgeff, 1932), Монфор (Montfort, 1940), Монфор и Кустер (Montfort, Kuster, 1940) указывали, что бесхлорофилльные формы можно обнаружить у большинства зеленых видов орхидей.

Исходя из изложенного выше, мы имеем возможность наметить некоторые наиболее общие эволюционные тенденции в сем. Орхидных и при-

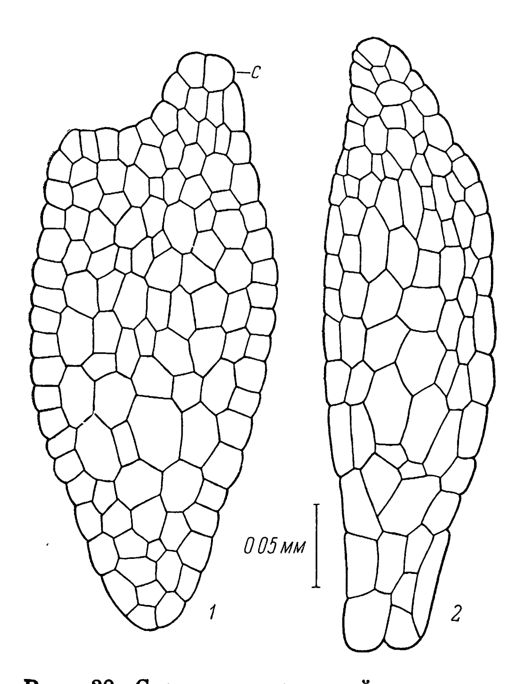


Рис. 29. Строение зародышей в зрелых семенах некоторых представителей сем. *Orchidaceae* (1-я группа специализации).

1 — *Bletilla stricta*; *2* — *Thunia marschalliana*. *c* — семядоля.

близительно очертить основные группы, отражающие тот или иной уровень функциональной специализации.

Первая группа включает в себя паразитные растения, наиболее близкие по своим свойствам к автотрофным растениям. Сюда, по-видимому, могут быть отнесены *Bletilla*, *Sobralia*, *Platyclinis*, *Dendrochilum*, *Epidendrum*, *Polystachia* и близкие к ним растения. Следующая группа объединяет в основном зеленые орхидеи, близкие по тем или иным свойствам к предыдущей группе растений, но несколько более специализированные — *Cymbidium*, *Paphiopedilum*, *Vanda*, *Habenaria*, *Calanthe*, *Gymnadenia*, *Platanthera* и некоторые другие растения. В третью группу специализации могут быть включены более или менее бесхлорофилльные виды из родов *Neottia*, *Coodyera*, *Castrodia*, *Pogonia*, *Corallorhiza*, *Epipogium* и др.

Зародыши Орхидных имеют одну примечательную особенность: у них наиболее заметно расхождение между результатами общей и дифференциальной редукции, т. е. одному уровню дифференциальной редукции зародышей могут соответствовать несколько уровней общей редукции биомассы, и наоборот.

В соответствии с принятыми нами критериями уровня дифференциации зародышей в сем. Орхидных можно выделить пять групп, различающихся уровнями общей и дифференциальной редукции зародыша. В первую группу мы включаем растения, зародыши которых представлены в зрелом семени многоклеточным телом, с более или менее отчетливой полярной дифференциацией (по размерам и содержимому клеток), с хорошо выраженной эмбриодермой. Этот уровень дифференциации зародыша соответствует приблизительно стадии сердечка зародыша двудольных растений, с тем существенным различием, что здесь отсутствует нормально дифференцированная радикула и имеется зачаток семядоли (рис. 29, *1*—*2*). В эту группу мы включаем изученные нами виды *Bletilla* (*B. stricta*, *B. hyacinthina*, *B. florida*), *Thunia marshalliana* (Терёхин, Никитичева, 1968) и *Calopogon pulchellus*, а также зародыши *Sobralia macrantha* (Treub, 1879), *Platyclinis* sp., *Dendrochilum* sp. (Swamy, 1949), *Polystachia microbambusa*, *Epidendrum vitellinum* (Veyret, 1965). Впервые строение зародыша с зачатком семядоли было прослежено Трейбом (Treub, 1879) у *Sobralia macrantha* и Бернаром (Bernard, 1909) у *Bletilla hyacinthina*.

Вторая группа представлена растениями, зародыши в зрелых семенах которых находятся в состоянии многоклеточного глобулярного проэмбрио с отчетливо выраженной эмбриодермой и более или менее явственной полярной дифференциацией зародыша по величине клеток, а часто и по их содержимому (рис. 30). В эту группу специализации мы относим *Cymbidium lowianum*, *Paphiopedilum insigne* (80—90 клеток на продольном медианном срезе через зародыш), *Habenaria albida*, *Limodorum abortivum* (60—70 клеток), *Vanda tricolor*, *Caleola falconeri*, *G. septentrionalis*, *C. altissima* (60—50 клеток), *Phalaenopsis schilleriana*, *Praso-*

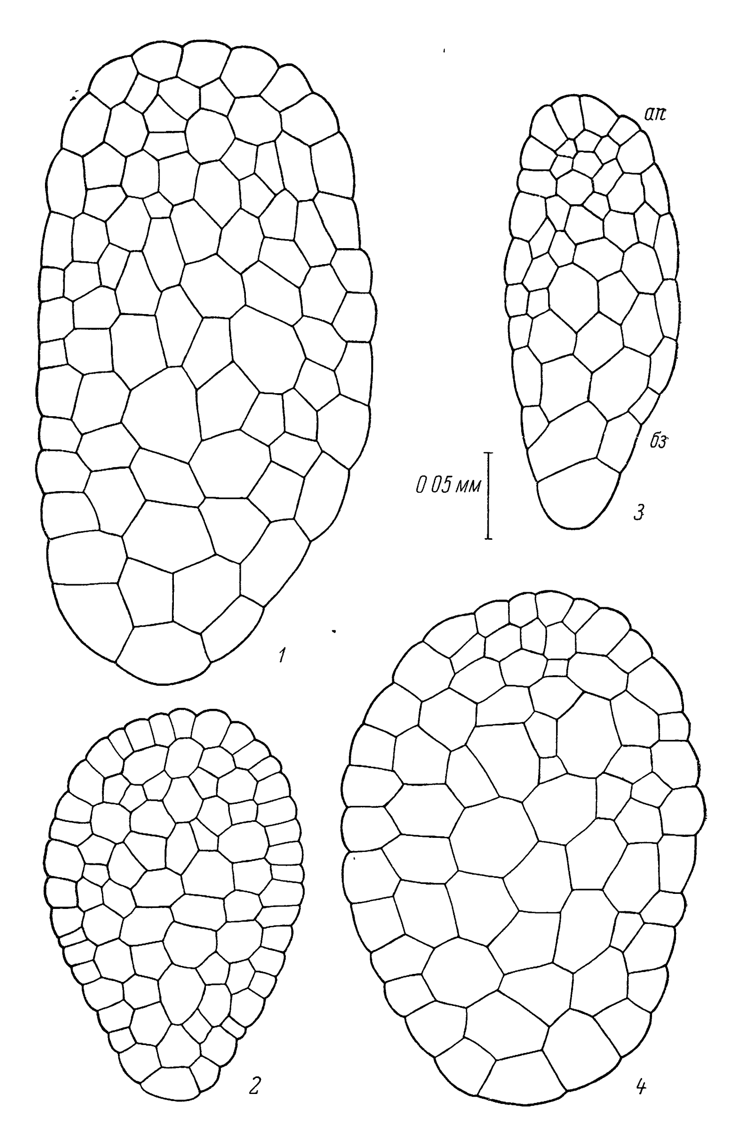


Рис. 30. Строение зародышей в зрелых семенах некоторых представителей сем. *Orchidaceae* (2-я группа специализации).

1 — *Paphiopedilum insigne*; *2* — *Cymbidium lowianum*; *3* — *Vanda tricolor*; *4* — *Habenaria albida*. *ап* — апикальный полюс зародыша; *бз* — базальный полюс зародыша.

phyllum patens, *Wulschlaegelia aphylla*, *Calanthe veitchii*, *Orchis laxiflora* (40—50 клеток), *Disa patens*, *Erythrodes plantaginea*, *Microtis unifolia*, *Eria barbata*, *Gymnadenia conopsea*, *Liparis elata*, *Platanthera bifolia*, *Brassia caudata* (30—40 клеток). Зародыши растений этой группы специализации значительно различаются по общей биомассе и числу составляющих их клеток, оставаясь на одном уровне дифференциальной редукции. Этот пример хорошо иллюстрирует различное действие естественного отбора в случае двух разных форм редукции.

В третью группу входят растения, зародыши в зрелых семенах которых представлены малоклеточным глобулярным проэмбрио (15—30 клеток на продольном медианном срезе через зародыш). В пределах именно этой группы растений происходит переход к безлистным, бесхлорофилльным видам орхидей. Сюда мы относим *Neottia nidus-avis*, *Spiranthes amoena*, *Liparis condylobulbon*, *Cypripedium guttatum*, *Pogonia ophioglossoides*,

Epipactis latifolia, *Satyrium nepalense*, *Orchis mascula*, *O. maculata*, *O. militaris* и др. (рис. 31, *1—4*). Зародыши в зрелых семенах этих растений обычно имеют хорошо дифференцированную эмбриодерму; полярная дифференциация не выражена или выражена очень слабо. Интересно, что в некоторых случаях упомянутое выше различное действие отбора на общую и дифференциальную редукцию сказывается уже в пределах одного рода (рис. 31, *3*, *4*).

Следующий, четвертый, этап специализации представлен немногими бесхлорофилльными видами орхидей: *Corallorhiza maculata*, *C. multiflora*, *C. innata*, *C. stricta* и *Gastrodia elata*. Зародыши в зрелых семенах этих растений представлены малоклеточными образованиями (12—25 клеток на продольном медианном срезе через зародыш) и по строению апикальной области очень сходны с зародышами предшествующей группы. Однако базальная область их зародышей обнаруживает более далеко зашедшую специализацию. Например, клетки базальной области зародышей *Corallorhiza* и *Gastrodia* не обнаруживают уже дифференциации на эмбриодерму и основную ткань. Вся базальная область проэмбрио представлена здесь паренхиматозными, сравнительно более крупными клетками, которые имеют высокую степень специализации к гаусториальной функции. В пределах рода *Corallorhiza* можно также обнаружить разное действие естественного отбора на общую и дифференциальную редукцию (рис. 32, *1—2*).

Последняя, пятая, группа специализации зародышей орхидей представлена видом *Epipogium aphyllum*. Зародыш в зрелом семени *E. aphyllum* является стадией раннего проэмбрио, соответствующей примерно стадии октантов (рис. 32, *4*). Зародыш состоит всего из 9 клеток, расположенных типичным для стадии октантов образом.

Литература по строению зародышей в зрелых семенах орхидей скудна. Среди немногих источников следует отметить уже упоминавшуюся выше основательную работу Трейба (Treub, 1879), а также работу Бернара (Bernard, 1909) по изучению эмбриогенеза и строения зрелых зародышей у *Sobralia macrantha* и *Bletilla hyacinthina*.

По литературным источникам нам известно строение зародышей в зрелых семенах *Epidendrum cochleatum* (Sharp, 1912), *Phalaenopsis grandiflora* (Treub, 1979), *Wullschlaegelia aphylla* (Johow, 1885), *Didymoplexis minor* (Burgeff, 1936), гибрида между *Cattleya massaiana* и *C. trionaei*, *Cattleya mendelii* (Shushan, 1959), *Listera ovata*, *Epipactis palustris* (Treub, 1879), *Cypripedium parviflorum* (Carlson, 1940), *C. spectabile* (Treub, 1879) и некоторых других растений.

Наши результаты изучения строения зародышей в зрелых семенах орхидей во всех случаях совпали с данными предшествующих исследователей.

Сопряженный анализ изменений в образе жизни и строении зародышей аллелопаразитных Орхидных показывает, что общая и дифференциальная редукция зародышей у них усиливается по мере совершенствования паразитного образа жизни. Форма дифференциальной редукции зародышей, выражающаяся в полной элиминации радикулы, соответствует способу аллелопаразитизма в этой группе растений.

Результаты исследования семенной продуктивности Орхидных показывают, что увеличение дискретности в распределении пищевого субстрата при переходе к чужеядному питанию и здесь имеет важнейшее значение (табл. 5). Как раз Орхидные дают примеры максимальной семенной продуктивности среди всех цветковых (до 4 000 000 семян в одном плоде). Можно думать поэтому, что отбор на производство большого числа семян за счет уменьшения биомассы отдельного семени (т. е. в конечном счете отбор в направлении общей редукции) происходил и происходит здесь весьма энергично. Успешным результатам этого направления отбора несомненно способствовали некоторые особенности взаимоотношений цветкового растения с микоризным грибом. Напомним, что проникновение гиф микориз-

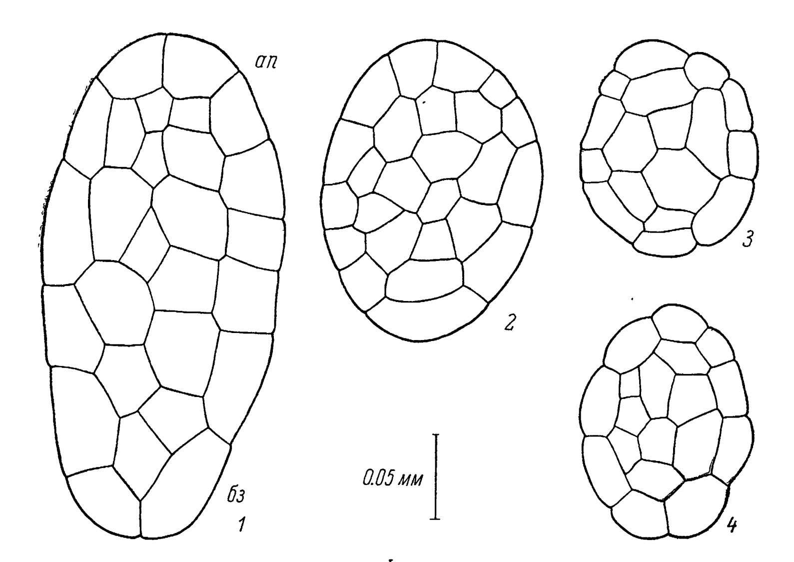


Рис. 31. Строение зародышей в зрелых семенах некоторых представителей сем. *Orchidaceae* (3-я группа специализации).

1 — *Neottia nidus-avis*; *2* — *Pogonia ophioglossoides*; *3* — *Orchis maculata*; *4* — *Orchis militaris*. *ап* — апикальный полюс зародыша; *бз* — базальный полюс зародыша.

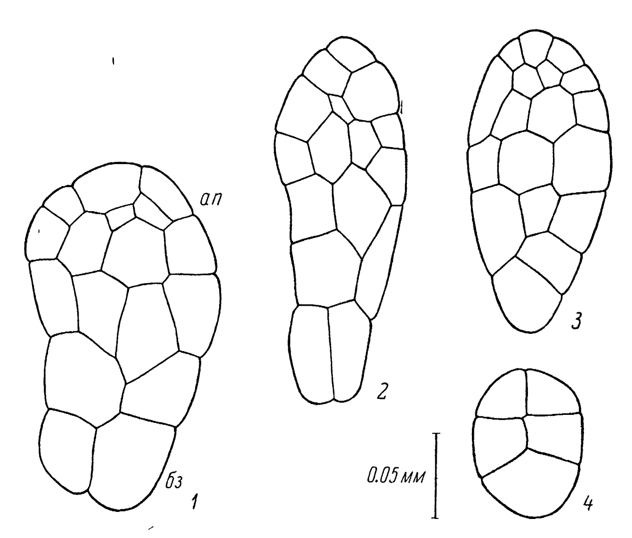


Рис. 32. Строение зародышей в зрелых семенах некоторых представителей сем. *Orchidaceae* (4 и 5-я группы специализации).

1 — *Corallorhiza innata*; *2* — *C. stricta*; *3* — *Gastrodia elata*; *4* — *Epigogium aphyllum*.

ТАБЛИЦА 5

Особенности семенного воспроизводства у некоторых представителей сем. *Orchidaceae*

Семейство, вид	Вес тысячи семян, мг	Максимальное число семян на один плод	Коэффициент *П*	Максимальное число семян на одно растение в год	Автор
Sobralia macrantha	6.3	—	—	—	Burgeff, 1936;
Epidendrum radicans	6.0	—	—	—	Терёхин, (1965), 1968а
Limodorum abortivum	5.7	—	—	—	Burgeff, 1936;
Paphiopedilum insigne	4.0	—	—	—	
Stanchopea oculata	3.0	До 4000	—	—	Kerner, 1891
Orchis maculatus	—	4000	—	До 68000*	Salisbury, 1942
O. masculus	2.5	—	—	200000	Schmucker, 1959
Orchis sp.	—	6200	—	—	Терёхин, (1965), 1968а
O. morio	—	4000	—	52000 *	Salisbury, 1942
O. piramidalis	—	1932	—	64000 *	То же
Ophrys apifera	—	26500	—	238500 *	» »
Goodyera repens	—	4000	—	124000 *	» »
То же	2.0	—	—	—	Kerner, 1891
Cymnadenia conopsea	—	3960	—	117000 *	Salisbury, 1942
Coeglossum viride	—	2251	—	45000 *	То же
Habenaria chlorantha	—	2500	—	27500 *	» »
Listera ovata	—	807	—	57000 *	» »
Maxillaria sp.	—	1756400	—	—	Поддубная-Арнольди, Селезнева, 1957
Cattleya sp.	—	4000000	—	—	Поддубная-Арнольди, 1954
Angraecum eburneum	0.7	—	—	—	Burgeff, 1936
Didymoplexis pallens	0.45	—	—	—	То же
Neottia nidus-avis	0.45	400	400.0	300000	Терёхин, (1965), 1968а
Gastrodia elata	0.40	—	—	—	То же
Anguloa ruckeri	0.39	3932948	—	—	Sandt, Burgeff, 1936

* Данные в расчете на один плодоносящий побег.

ного гриба в ткани зародыша происходит у Орхидных еще до начала морфогенетической активности зародыша при его прорастании. Таким образом, отпадает необходимость в запасе резервных веществ в самом семени, обеспечивающих энергетические потребности проростка. Действительно, зрелые семена Орхидных полностью лишены эндосперма (лишь у некоторых *Apostasioideae* сохраняется одноклеточный слой эндосперма под семенной оболочкой).

ПОСЛЕСЕМЕННОЕ РАЗВИТИЕ И МЕТАМОРФОЗ У *THUNIA MARSCHALLIANA*

Начало изучению особенностей образа жизни и развития орхидей было положено работами Бернара (Bernard, 1899, 1904, 1909), который установил облигатность симбиотического микотрофного развития гнездовки (*Neottia nidus-avis*). В дальнейшем обогащению наших знаний о развитии и образе жизни орхидей во многом способствовали работы таких интересных исследователей, как Бургефа (Burgeff, 1909, 1932, 1936, 1943, 1954), Рау (Rauh, 1937), Фермейлена (Vermeulen, 1947), В. А. Поддубной-Арнольди (1959а, 1959б, 1960, 1964а, 1964б), Вейре (Veyret, 1965).

К сожалению, исследования, посвященные изучению послесеменного развития орхидей, касались главным образом внешней, морфологической стороны развития, не было достаточно полной и точной картины происходящих морфогенетических преобразований.

Мы изучали послесеменное развитие у *Thunia marshalliana* (Терёхин, 1968б; Терёхин, Никитичева, 1968). Хотя это растение относится к одной из наименее специализированных групп в сем. *Orchidaceae*, тем не менее ему присущи все основные черты метаморфоза, характерные, по-видимому, для большинства представителей этих интересных паразитных цветковых.

Зрелое семя *Thunia* содержит зародыш, в котором можно довольно отчетливо различить зачаток семядоли. Для зародыша характерно полное отсутствие признаков радикулярной организации (рис. 33, *1*). Послесеменное развитие *Thunia* изучалось нами на искусственной среде.

Начало прорастания семени *Thunia* характеризуется диффузным разрастанием тела зародыша-проростка (протокорма, протосомы), происходящим главным образом за счет роста клеток (в дальнейшем в морфогенетических процессах начинают играть все большую роль неориентированные и ориентированные клеточные деления). Зачаток первой семядоли располагается на зародыше не терминально, а несколько смещен к одной из его боковых сторон (рис. 33, *1*); он обнаруживает трубчатый характер развития и образует вокруг терминальной области зародыша-протосомы своеобразное «влагалище» (рис. 33, *1—5*, 34). В основании влагалища закладывается примордий второй семядоли, развитие которой также имеет трубчатый характер. Тело проростка-протосомы продолжает в это время диффузно разрастаться, а примерно в середине его терминальной области, в основании морфогенетически активной зоны, может быть замечена дифференциация прокамбиального тяжа. В основании второй семядоли возникает апекс побега, который в дальнейшем последовательно отчленяет зачатки листьев (рис. 33, *6—11*). Отмеченное выше явление дифференциаиии второй семядоли из тканей проэмбрио — факт, требующий, по-видимому, подтверждения примерами послесеменного развития у других видов орхидей.

В латеральных и базальных областях протосомы (протокорма) образуются эпидермальные волоски, которые в естественных условиях служат, по-видимому, поставщиками воды и минеральных веществ; через эпидермальные волоски часто также происходит внедрение гиф микоризного гриба в ткани цветкового растения (Harley, 1959; Schmucker, 1959а). Бернар (Bernard, 1909) наблюдал в естественных условиях развитие очень сходной с *Thunia* по уровню специализации орхидеи *Bletilla hyacinthina*. Он отметил выделение в теле зародыша-протосомы особых гаусториальных зон, в клетках которых поселяется микоризный гриб и где происходит его «усвоение» цветковым симбионтом.

Через определенное время после начала функционирования апекса побега у *Thunia*, как и у большинства изученных к настоящему времени орхидей, наблюдается образование и развитие первых адвентивных корней, возникающих на стебле обычно выше основания семядолей (Bernard, 1909; Burgeff, 1936; Поддубная-Арнольди, Селезнева, 1957; Поддубная-Арнольди, 1964б; Терёхин, Никитичева, 1968, и др.). Эти корни также атакуются микоризным грибом.

В процессе развития адвентивной корневой системы протокорм (зародыш-протосома) отмирает и структура орхидеи к моменту цветения в основных своих чертах принимает биполярную организацию типичного автотрофного цветкового растения. Описанный способ морфогенетических преобразований, как мы увидим дальше, претерпел в процессе эволюции Орхидных значительные изменения (например, в направлении сохранения зародыша-протосомы в течение всего онтогенеза растения у *Corallorhiza* или *Epipogium*).

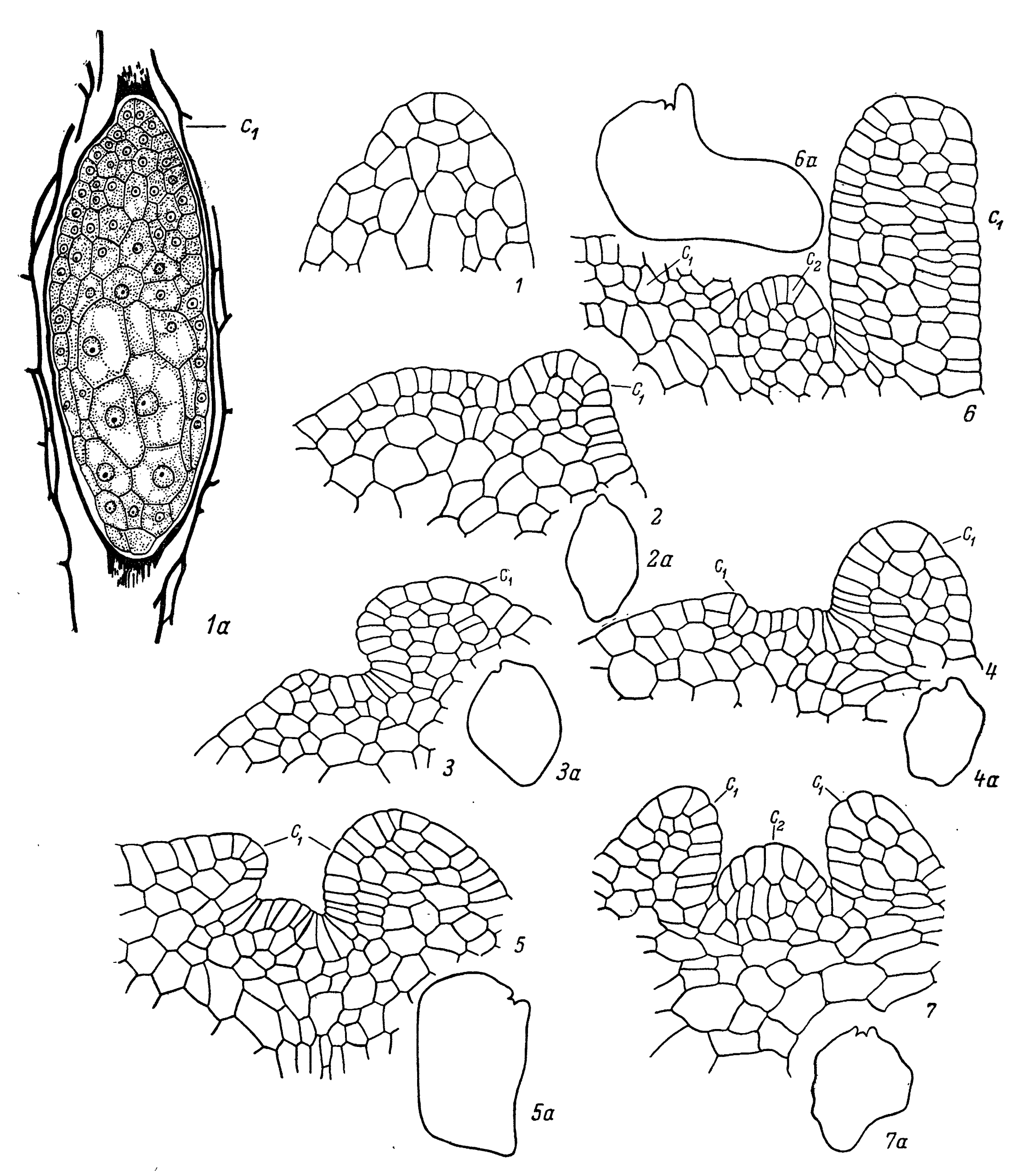


Рис. 33. Послесеменное развитие *Thunia marschalliana* (сем. *Orchidaceae*).

1—11 — последовательность стадий. c_1 — первая семядоля; c_2 — вторая семядоля; $л_1$—$л_5$ — первый и последующие листья; *ап* — апекс побега; *к* — корень; $п_1$ — первичный протокорм; $п_2$—$п_3$ — вторичный протокорм.

Развитие спорофита *Thunia* — типичный пример развития с метаморфозом, характерный для представителей четвертой формы паразитизма. Краткая схема метаморфизованного развития *Thunia* выглядит следующим образом.

1. Униполярное развитие проростка из терминальной области зародыша после внедрения гиф микоризного гриба в клетки его базальной области.

2. Становление биполярной организации (типа побег—микоризный корень) из вторичных меристематических очагов.

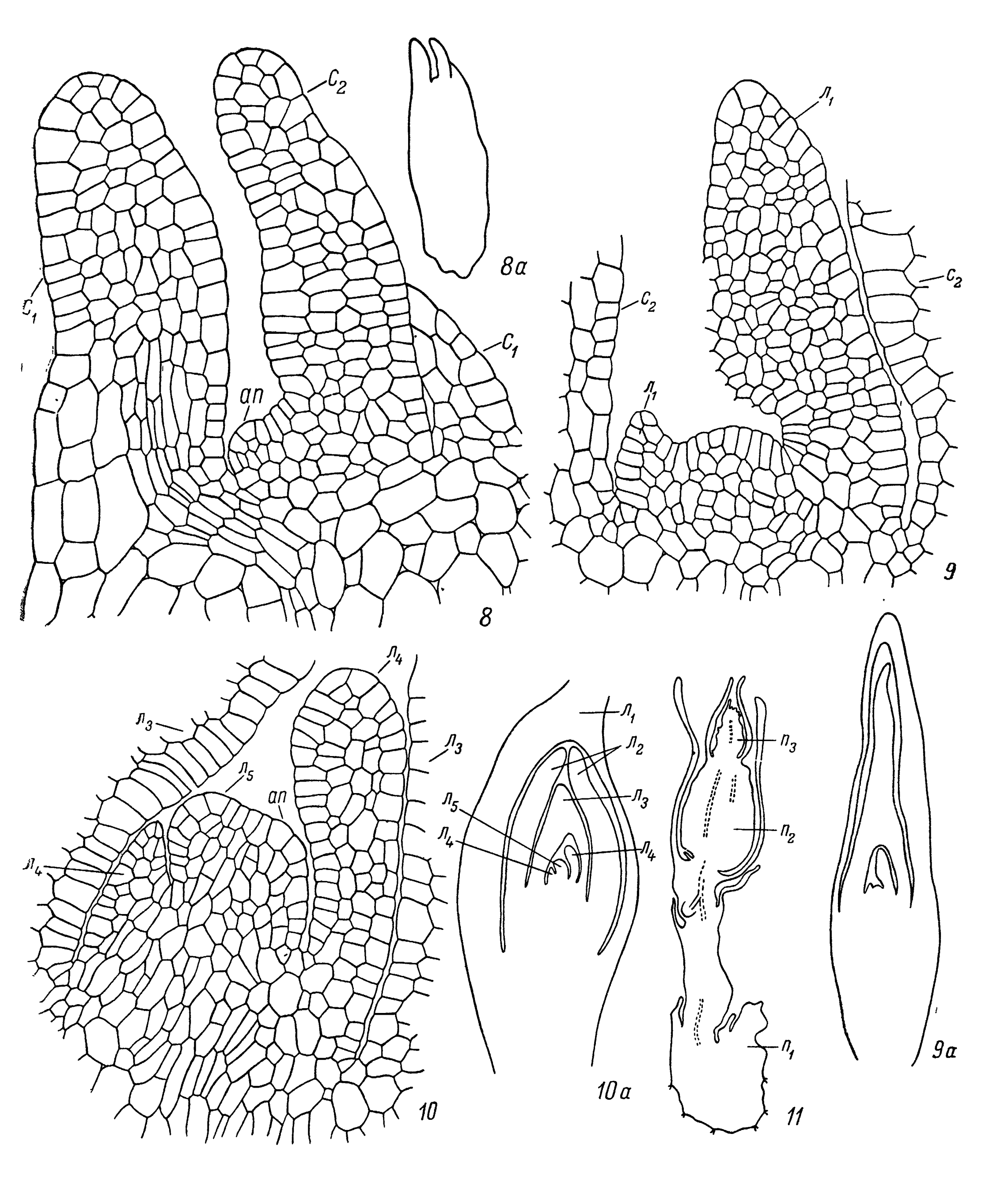


Рис. 33 (*продолжение*).

3. Отмирание выполнивших свою функцию тканей протокорма.

Здесь, так же как и в других типах метаморфизованного развития, характер структурных преобразований спорофита соответствует функциональным потребностям нового образа жизни. Резервация пищевых веществ и связанное с этим каллюсообразное разрастание проростка (как и у некоторых Заразиховых, Баланофоровых и т. д.) является базой для определенного типа полового и вегетативного воспроизведения, когда одновременно в теле проростка закладывается не один, а несколько инициалей генеративных побегов (своеобразная полиэмбриония, по В. А. Поддубной-Арнольди, 1964б).

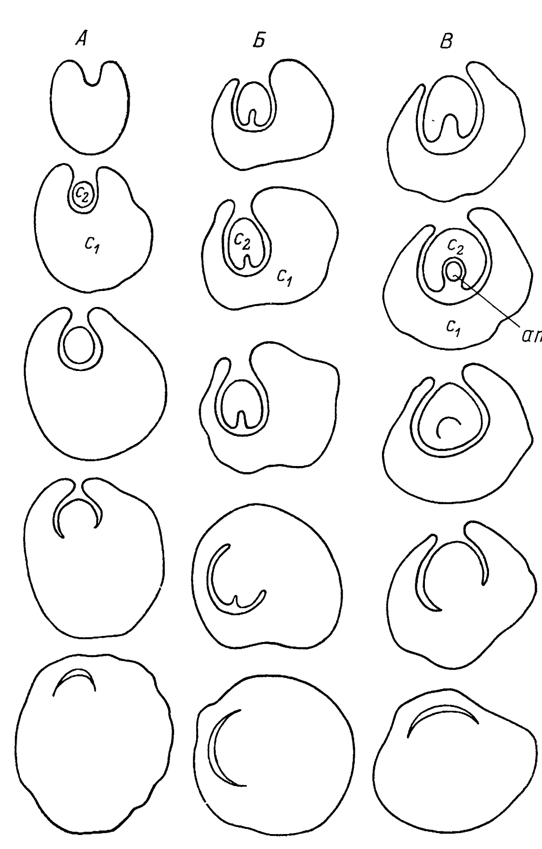


Рис. 34. Серии поперечных срезов через протокорм *Thunia marschalliana* (сем. *Orchidaceae*).

А — заложение второй семядоли в пазухе первой; *Б* — развитие семядолей; *В* — заложение апекса побега в пазухе второй семядоли. c_1 — первая семядоля; c_2 — вторая семядоля; *ап* — апекс побега.

На рис. 35 схематично изображены основные способы послесеменного развития зародыша у представителей каждой из четырех основных форм чужеядности. В отличие от автотрофных и слабоспециализированных паразитных растений (рис. 35, *1*, *2*), где у проростка одинаково активны апикальный и базальный полюсы, у *Orobanche* и *Pyrola* (рис. 35, *3*, *5*) развивается в послесеменном периоде только базальный полюс зародыша, тогда как апикальный отмирает; у *Cuscuta*, *Neottia* и *Thunia* (рис. 35, *4*—*6*), напротив, при прорастании развивается морфогенетически только апикальный полюс зародыша.

Как мы могли видеть на примере *Thunia*, даже наименее специализированные виды орхидей имеют метаморфизованный способ развития спорофита. Основной особенностью метаморфизованного развития спорофита у Орхидных является то, что здесь вторичное становление биполярной организации растения происходит не вследствие развития адвентивных (по своему эволюционному происхождению) побегов, но вследствие появления адвентивных корней.

ЭВОЛЮЦИЯ ПРОТОСОМЫ

У Орхидных можно выделить два основных направления в эволюции послесеменного развития, которые связаны, по-видимому, со способами вегетативного размножения.

В отличие от всех других паразитных цветковых растений, у Орхидных *А*-состояние первичной протосомы (зародыша-проростка) не выражено, но зато хорошо представлено ее *В*-состояние, с которого и начинается существование протосомы.

У менее специализированных представителей Орхидных (например, *Bletilla* или *Thunia*) вторичное становление биполярной организации происходит и завершается на основе *В*-состояния протосомы. Системы вегетативного воспроизведения при посредстве *С*-состояния протосом здесь обычно не выражены.

Тенденция к развитию системы почкования первичной протосомы — первое из двух основных направлений в эволюции *С*-состояния протосомы у Орхидных. Это явление, как было уже отмечено выше, мы вслед за В. А. Поддубной-Арнольди (1964б) идентифицируем с явлениями полиэмбрионии. По-видимому, первые этапы эволюционных преобразований в этом направлении могут быть обнаружены у тех относительно слабо специализированных орхидей, у которых в результате множествен-

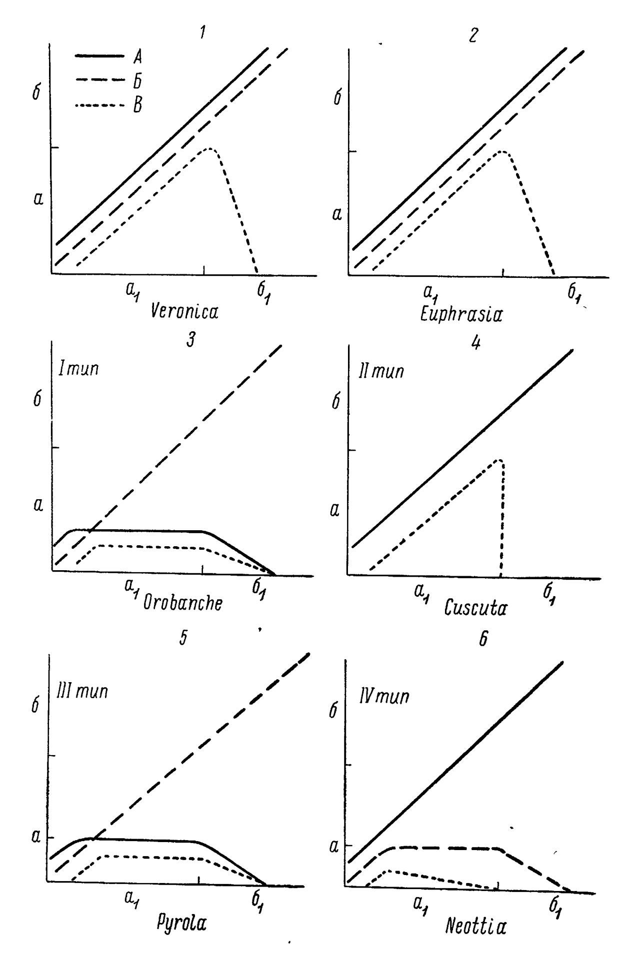


Рис. 35. Основные способы послесеменного развития зародышей паразитных цветковых растений в первый период их прорастания.

А — апикальный полюс зародыша; *Б* — базальный полюс зародыша; *В* — эндосперм. *1* — биполярное развитие проростка автотрофного растения; *2* — биполярное развитие проростка слабоспециализированного паразитного растения; *3—6* — униполярное развитие проростков высокоспециализированных паразитов (*I*, *III* типы — униполярное развитие базального полюса зародыша; *II*, *IV* — униполярное развитие апикального полюса зародыша). *а*, $а_1$ — внутрисеменной период развития; *б*, $б_1$ — послесеменной период развития зародыша; *а*, *б* — морфогенез; $а_1$, $б_1$ — хронология.

ного заложения меристематических очагов происходит развитие из протокорма нескольких генеративных побегов. В то же время здесь еще нет ясного (морфологически выраженного) почкования самого протокорма.

Поскольку переход к полиэмбрионии более вероятен в тех случаях, когда зародыш выходит из семени в более раннем проэмбриональном состоянии, среди менее специализированных орхидей, зародыши в зрелых семенах которых имеют зачаток первой семядоли, мы не вправе ожидать явлений полиэмбрионии. Полиэмбриония должна быть редким явлением у таких орхидей, как *Bletilla*, *Sobralia*, *Polystachia*, *Platyclinis*, *Epidendrum*, *Dendrochilum*, *Thunia*, *Calopogon*, *Calypso* и некоторых других. У более специализированных форм, например у *Cymbidium*, *Phalaenopsis*, *Cattleya*, *Odontoglossum*, *Vanda*, полиэмбриональное почкование протокорма — явление довольно обычное в условиях их выращивания на искусственной среде. Весьма сильно явление полиэмбрионии выражено, по мнению В. А. Поддубной-Арнольди и В. А. Селезневой (1957), у *Calanthe veitchii*. У наиболее специализированных орхидей, таких как *Corallorhiza*, C^1-состояние протосомы становится нормой развития.

C^1-состояние протосомы сохраняется здесь в течение всей жизни орхидеи (Burgeff, 1936; Mac Dougal, Reed, 1944; Schmucker, 1959a, и др.). Зародыш-протосома продолжает свое униполярное развитие, образуя все новые генеративные побеги. В морфогенетическом смысле структура растения постоянно остается униполярной, хотя функционально биполярность (система генеративный побег—гаусториальная зона протосомы) устанавливается довольно скоро в процессе прорастания. У *Corallorhiza* и *Epipogium* наблюдается становление новой, «прямой» системы развития и функционирования, приспособленной к условиям аллелопаразитного существования. Путь к этому прямому униполярному развитию проходит тем не менее через метаморфизованный эмбриогенез менее специализированных орхидей. *Epipogium* и *Corallorhiza*, следовательно, наиболее совершенные среди всех цветковых паразитов примеры гармонии между новым (паразитным) способом функциональной активности и соответствующим ему способам морфогенеза.

Примерами переходных форм к орхидеям *Epipogium* и *Corallorhiza* могут служить такие роды и виды орхидей, как *Castrodia* или *Malaxis paludosa* (Kusano, 1911; Schmucker, 1959a, и др.), у которых мы находим многие признаки послесеменного развития (постоянное существование протосомы, высшие формы почкования и т. д.), сближающие их с *Corallorhiza* и *Epipogium*.

Интересно отметить, что процесс эволюционного преобразования послесеменного развития может иногда (как и в случае рода *Striga* у Норичниковых) быть выраженным в пределах одного рода. Например, в пределах рода *Cymbidium* нами обнаружены как зеленые виды с адвентивными корнями (*C. aculeatum*, *C. virescens*) или виды с долго сохраняющимися протокормом и с развитой адвентивной корневой системой (*C. pulchellum*), так и безлистные, голопаразитные виды с кораллловидным протокормом, устроенным по типу прокорма *Corallorhiza* (*Cymbidium macrorhizon*).

Вторая тенденция в эволюции протосомы в сем. Орхидных идет в направлении развития системы вегетативного размножения посредством системы «вторичных протосом» (преобразованных адвентивных корней), дающих вторичные генеративные побеги (C^2-состояние протосомы). Наиболее типичное развитие такого рода описано у *Neottia nidus-avis* (Bernard, 1902; Rauh, 1937). После внедрения микоризного гриба в периферические клеточные слои зародыша протосома диффузно разрастается, при этом более быстро разрастается ее терминальная область. В терминальной области протосомы экзогенно возникает генеративный побег и латерально от него — вторичные протосомы, каждая из которых способна в свою очередь к образованию новых генеративных побегов и новых вторичных протосом.

У *Neottia* генеративные побеги закладываются во вторичных протосомах обычно терминально, но иногда и латерально по отношению к верхушке последних (Rauh, 1937). Кроме *Neottia*, образование системы вторичных протосом найдено у *Taeniophyllum*, *Limodorum*, *Listera*, *Pogonia*, *Cephalanthera* (Goebel, 1889; Fuchs, Ziegenspeck, 1926a, 1926b; Burgeff, 1932; Rauh, 1937.) Если у видов *Limodorum* и *Taeniophylluam*, а также у *Listera cordata* и *Pogonia ophioglossoides* новые генеративные побеги возникают, как и у *Neottia*, обычно терминально, то у *Cephalanthera rubra* вторичные генеративные побеги всегда образуются латерально на вторичных протосомах.

Кроме вышеперечисленных растений, развитую систему вторичных протосом мы нашли также у бесхлорофилльной *Aphyllorchis parviflora*.

Зародыши Орхидных нельзя признать удобным объектом для изучения модусов структурных эволюционных преобразований вследствие высокой вариабельности в способах первичной бластомеризации. Однако изучение эмбриогенеза Орхидных представляет интерес в связи с исключительным разнообразием в семействе аппаратов автономного питания зародышей — гаусториальных суспензоров. Известны две основательные попытки классифицировать эмбриогенез Орхидных: одна из них основывается на изучении способов дифференциации раннего проэмбрио и типов суспензора (Swamy, 1949), вторая — на закономерностях эмбриогенеза, установленных Суэжем и его школой (Veyret, 1965). Обе вышеназванные классификации в основе своей формальны и, по-видимому, не отражают действительного хода эволюционных преобразований. Классификация Вейре во многих случаях доводит до абсурда формализм системы Суэжа.

Формалистический подход к классификации зародышей Орхидных, не считающийся с их действительными эволюционными преобразованиями, привел к некоторым очевидным несообразностям. Так, согласно классификации Свами (Swamy, 1949, стр. 218), бессуспензорные зародыши *Cypripedilinae* и некоторых *Neottiinae* развиваются в соответствии с Asterad-типом эмбриогении, тогда как эмбриогенез остальных Орхидных, обладающих тем или иным типом суспензора, соответствует Onagrad-типу развития. Таким образом, *Cypripedilinae* и часть *Neottiinae* оказываются резко отделенными от остальных Орхидных и как бы объединенными общностью законов их эмбриогении, что на наш взгляд искажает действительное положение. Вейре (Veyret, 1965), пытаясь уложить эмбриогенез Орхидных в рамки строгих закономерностей эмбриогении пришла к необходимости обозначить две рядом лежащие базальные клетки четырехклеточного проэмбрио у *Neottia nidus-avis*, *Epipactis atrorubens*, *Listera ovata*, *Spiranthes autumnalis* и некоторых других видов символами *m* и *ci*. Но очевидно, что разделение этих клеток на *m* и *ci* полностью зависит от воли автора и не опирается на объективные закономерности эмбриогенеза.

Весьма интересен вопрос о степени вариабельности дробления бластомеров в эмбриогенезе Орхидных. Уже Свами (Swamy, 1949, стр. 210) отмечал высокую вариабельность эмбриогенеза Орхидных. Только одно или два первых деления в эмбриогенезе Орхидных являются закономерными, указывал Свами, тогда как следующие деления неопределенны и по положению перегородок, и по их частоте. Отсутствие строгой детерминированности в способе дробления бластомеров зародыша было обнаружено у многих видов орхидей, и в частности у *Epidendrum ciliare*, *Orchis latifolia*, *Listera ovata*, *Stanhopea oculata*, *Epipactis palustris*, *Phalaenopsis grandiflora* (Treub, 1879), *Cymbidium bicolor* (Swamy, 1942), *Epidendrum prisimatocarpum* (Swamy, 1948), *Angraecum distichum* (Veyret, 1958), *Neottia nidus-avis* (Терёхин, Камелина, 1969) и др.

Высокая степень вариабельности начальных и последующих стадий эмбриогенеза была исследована нами на примере *Neottia nidus-avis* и некоторых других видов. Было обнаружено, что первое деление зиготы всегда происходит поперечно и довольно обычно образование характерной тетрады бластомеров в результате заложения вертикальных перегородок в терминальной и базальной клетках двухклеточного проэмбрио. Однако последовательность и плоскость делений в терминальной и базальной клетках двухклеточного проэмбрио часто уже невозможно предсказать. Весь эмбриогенез завершается дифференциацией эмбриодермы.

Вариабельность способов первичной бластомеризации в эмбриогенезе Орхидных становится объяснимой лишь в результате выяснения особенностей эволюции зародышей этих растений в связи с их образом жизни. Вследствие утраты функции автотрофного питания посредством корне-

вых структур и перехода к интрацеллюлярному способу чужеядного питания в базальной области зародыша орхидей утрачена и необходимость в строгой гистоморфологической ее организации. Именно с этих позиций и может быть объяснена высокая вариабельность способов бластомеризации в раннем эмбриогенезе орхидей. С другой стороны, Свами (Cwamy, 1949) убедительно показал во многих случаях существование корреляций между типом суспензора и способом первичной бластомеризации базальной клетки проэмбрио.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Подводя общие итоги изучению структурных эволюционных преобразований зародышей в сем. Орхидных, отметим следующее. Общая редукция биомассы зародышей коррелирует с совершенствованием аллелопаразитного образа жизни. Форма редукции зародышей Орхидных соответствует особенностям способа чужеядности этих растений. В эволюции послесеменного этапа эмбриогенеза происходит субституция радикулы адвентивными корневыми образованиями, а затем становление прямого способа развития аллелопаразитных растений. Для эволюции протосомы Орхидных характерны две тенденции: в направлении почкования первичной *B*-протосомы и в направлении образования системы вторичных *A*-протосом.

ВЫВОДЫ

Изложенные в третьей главе материалы подтверждают основные выводы второй главы, а именно:

зависимость структурной эволюции микотрофных аллелопаразитных растений от эволюции их образа жизни;

единство способов эволюционных структурных преобразований в группах ксенопаразитных и аллелопаразитных растений;

единство эволюционных тенденций в образе жизни и структурной эволюции ксенопаразитных и аллелопаразитных растений.

Глава IV

О НЕКОТОРЫХ ОСОБЕННОСТЯХ ЭВОЛЮЦИИ ЭНДОСПЕРМА

В эволюции эндосперма паразитных покрытосеменных растений тенденция к постепенной его редукции является наиболее общей закономерностью. Вместе с тем целесообразно рассмотреть некоторые примеры эволюции эндосперма в паразитных группах с разными способами чужеядности, чтобы попытаться выявить корреляции между особенностями формы эволюционных преобразований эндосперма и особенностями паразитизма.

ЭВОЛЮЦИОННЫЕ ПРЕОБРАЗОВАНИЯ ЭНДОСПЕРМА У РАСТЕНИЙ С ПЕРВОЙ ФОРМОЙ ПАРАЗИТИЗМА

В семействах *Scrophulariaceae* и *Orobanchaceae* представлен наиболее широкий спектр эволюционных изменений эндосперма у паразитных растений с первым способом чужеядности. Эндосперм у Норичниковых и Заразиховых клеточного типа (Schnarf, 1931; Davis, 1966, и др.). Известны многочисленные попытки классифицировать типы эндосперма у Норичниковых и выявить основные тенденции в его эволюционном развитии (Glišić, 1936—1937; Jyengar, 1947; Crété, 1951, 1955; Banerji, 1961). Классификация типов эндосперма Норичниковых основывается обычно на сравнении последовательности первых клеточных делений в эндосперме.

Первое деление материнской клетки эндосперма у Норичниковых и Заразиховых всегда поперечное. В результате этого деления от зачатка эндосперма отчленяется халазальный гаусторий. Второе клеточное деление происходит в микропилярной клетке и обычно перегородка располагается при этом вертикально (вдоль продольной оси зародышевого мешка).

Гофмейстер (Hofmetster, 1851, цит. по: Glišić, 1932), Лундквист (Lundquist, 1915) и Йенгар (Jyengar, 1942b) обнаружили тем не менее у *Pedicularis sylvatica* поперечное деление в вышеназванной микропилярной клетке. Однако Берг (Berg, 1954), переисследовав развитие эндосперма у этого вида, показал, что у *P. sylvatica* в действительности первое деление микропилярной клетки продольное, как и у большинства остальных Норичниковых. Гофмейстер (Hofmeister, 1851) и Шмид (Schmid, 1906) обнаружили поперечное деление также и в микропилярной клетке эндосперма у *Lathraea squamaria*; Шмид указал при этом на равную возможность поперечного и продольного делений. Однако недавно З. И. Никитичева (1966) подтвердила справедливость представлений Глижич (Glišić, 1932) о том, что у *L. squamaria* микропилярная дочерняя клетка эндосперма всегда делится продольно. Тиаги (Tiagi, 1968) убедительно показал неточность сведений относительно того, что у *Mimulus tigrinus* могут встречаться как продольное, так и поперечное деления в микропи-

лярной клетке двуклеточного эндосперма (Guilford, Fisk, 1952). По мнению Тиаги, деления в этой клетке всегда происходят продольно.

В литературе описан, однако, еще целый ряд видов Норичниковых, у которых отмечено поперечное деление терминальной клетки двуклеточного эндосперма: *Sopubia delfinifolia*, *S. trifida*, *Alonsoa sp.* (Jyengar, 1937, 1940c), *Isoplexis canariensis* (Jyengar, 1939), *Vandellia hirsuta*, *V. scabra* (Jyengar, 1940b), *Ilysanthes hyssopoides* (Jyengar, 1940a), *Anticharis linearis* (Joshi, Vargese, 1963).

Сходные факты описаны в литературе по эндосперму Заразиховых. Глижич (Glišić, 1929) показала, что у *Orobanche hederae* и *O. gracilis* деление микропилярной клетки двуклеточного эндосперма всегда продольное. Вслед за этим Кассера (Cassera, 1935) и Шривастава (Srivastava, 1939) обнаружили, что у *O. uniflora* и *O. aegyptiaca* деление микропилярной клетки может быть как продольным, так и поперечным. Дальнейшие исследования (Tiagi, 1951b, 1952a, 1952b, 1963; Kadry, 1955; Tiagi, Sankla, 1963) как будто определенно установили, что для Заразиховых характерен единственный и определенный способ деления микропилярной клетки — продольное деление. Наши исследования подтверждают эту точку зрения для некоторых видов *Orobanche* (*O. colorata*, *O. crenata*).

Гаусториальные структуры у Норичниковых и Заразиховых также значительно варьируют по числу составляющих их клеток, ядер (Glišić, 1936—1937; Jyengar, 1947, и др.) и по степени их агрессивности (Jyengar, 1947; Crété, 1950b, 1951, 1953, 1954a, 1954b; Tiagi, 1951b, 1952a, 1952b, 1952c, и др.). По мнению Глижич (Glišić, 1936—1937), эволюция идет здесь от многоклеточных к одноклеточным многоядерным гаусториям. З. И. Никитичева (1970) считает возможной независимую эволюцию микропилярного и халазального гаусториев эндосперма. Возможны также значительные изменения гаусториев (по числу клеток или ядер) в пределах одного вида (Терёхин, 1966, и др.). Активность (агрессивность) гаусториев и время их существования различны у разных видов.

Агрессивный халазальный гаусторий обнаружен у *Striga orobanchoides* (Tiagi, 1956), *Melampyrum lineare* (Arekal, 1963a, и др.), *Aeginetia indica* (Tiagi, 1952b). С другой стороны, у той же *Aeginetia indica* микропилярный гаусторий развит относительно слабо. У отдельных видов, как например у *Linaria vulgaris*, *L. alpina* (Schmid, 1906), *Chaenorrinum minus* (Arekal, 1963c), микропилярный гаусторий вообще не развивается. Отсутствие функционирующего халазального гаустория отмечено у двух видов *Nemesia* (Crété, 1950a) и, напротив, у *Rhinanthus* описано образование в халазальном гаустории гигантских эндополиплоидных ядер (Tschermak-Woess, 1967).

Рассмотрим развитие эндосперма у некоторых изученных нами представителей семейств Норичниковых и Заразиховых (Никитичева, Терёхин, 1973; Терёхин, 1973).

У *Tozzia alpina* деление первичного ядра эндосперма заметно опережает деление зиготы. Это деление сопровождается образованием поперечной перегородки, делящей центральную клетку на две дочерние: микропилярную и халазальную. Халазальная клетка превращается впоследствии в микропилярный гаусторий-ценоцит. Микропилярная клетка эндосперма делится продольной перегородкой, но не до конца, не по всей длине микропилярной камеры. Ядра в микропилярной клетке еще раз делятся без образования клеточной перегородки, так что в итоге образуется четырехъядерный микропилярный ценоцит — гаусторий эндосперма (рис. 36, *1—10*). Инициальные клетки тела эндосперма, их дочерние и внучатные производные многократно делятся поперечными перегородками (рис. 36, *6*, *10*). Несколько позже в центральной области эндосперма клетки начинают делиться в различных направлениях; неориентированное деление распространяется постепенно и на части эндосперма, прилегающие к гаусториальным зонам, и в результате многоклеточный эндо-

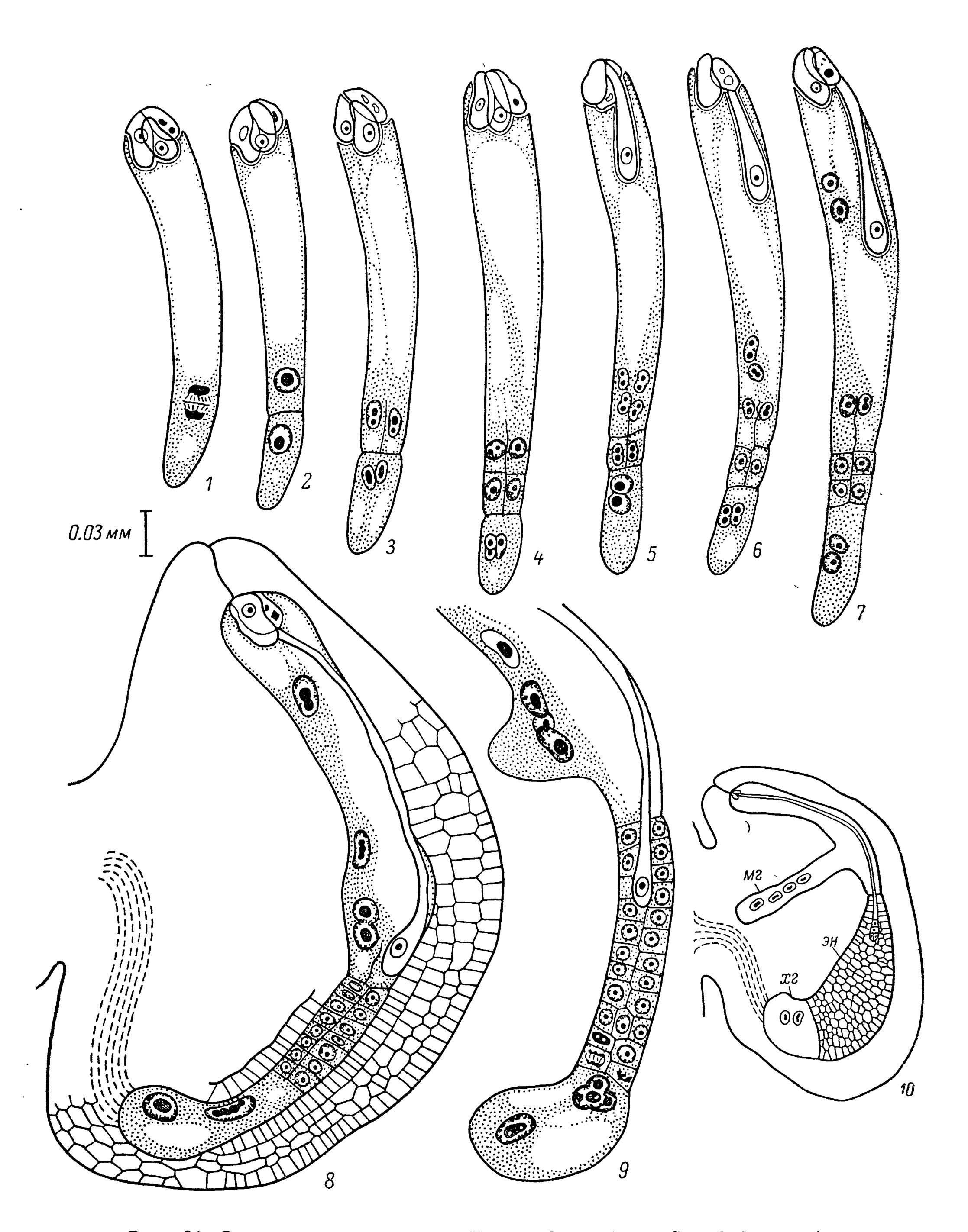


Рис. 36. Развитие эндосперма у *Tozzia alpina* (сем. *Scrophulariaceae*).

1—10 — последовательность стадий. *мг* — микропилярный гаусторий эндосперма; *хг* — халазальный гаусторий эндосперма; *эн* — эндосперм.

сперм приобретает сначала веретенообразную, а затем овальную форму (рис. 36, *10*).

Гаустории синхронно разрастаются в направлении халазальной области семяпочки, приближаясь к васкулярным тканям. В итоге образуется весьма характерная картина, определенным образом указывающая на функции гаусториальных образований (рис. 36, *8*, *9*). Сходным образом происходит развитие эндосперма у *Rhynochocorys orientalis*.

У *Phacellanthus tubiflorus* (Терёхин, 1973), *Orobanche purpurea*, *O. colorata* (*Orobanchaceae*) развитие эндосперма очень сходно с описанным выше способом развития эндосперма у *Tozzia alpina* (*Scrophulariaceae*). Первое деление центральной клетки зародышевого мешка поперечное; в результате отделяется халазальный гаусторий. Микропилярная клетка двуклеточного эндосперма делится продольно, ее дочерние клетки — поперечно и синхронно (рис. 37, *1—5*). В итоге этого последнего деления отделяются инициальные клетки микропилярного гаустория и инициали собственно эндосперма (рис. 37, *3—4*). Центральная область (тело эндосперма) разрастается способом, описанным выше для *Tozzia alpina*, однако деления клеток здесь вскоре заканчиваются и овальная клеточная масса сформированного эндосперма состоит всего из нескольких десятков или сотен клеток (около 30—40 на продольном медианном срезе через семя; рис. 37, *6—8*).

Как можно видеть из приведенных описаний, общая последовательность и ориентация делений, последовательность и характер дифференциации, строение сформированного эндосперма одинаковы у описанных выше Норичниковых и Заразиховых.

У изученной нами *Phelypaea coccinea* (Терёхин, 1966), первое и второе клеточные деления в эндосперме поперечные. После первого деления, происходящего в центральной области зародышевого мешка, вновь образовавшиеся ядра эндосперма расходятся к его полюсам. Ядро в микропилярной клетке перемещается в область, примыкающую к яйцеклетке, и делится с образованием поперечной перегородки, отделяющей инициальную клетку микропилярного гаустория, которая почти немедленно делится продольно, формируя два агрессивных одноядерных гаустория. Центральная клетка (инициал собственно эндосперма) делится теперь продольно и под углом 90° к оболочке, разделяющей клетки микропилярного гаустория. Дочерние клетки делятся несколько раз поперечно, а затем в результате неориентированных делений возникает сравнительно немногоклеточное овальное тело сформированного эндосперма.

Различия в способах деления микропилярной клетки двухклеточного эндосперма и известные различия в строении гаусториального аппарата эндосперма не могут скрыть того обстоятельства, что основные особенности в строении и развитии эндосперма являются общими для представителей обоих семейств. Этот вывод дает нам хорошую основу для ответа на вопрос о влиянии паразитного образа жизни на эндосперм.

Если расположить растения из семейств Норичниковых и Заразиховых в один ряд по степени их функциональной специализации к паразитизму и по степени редукции зародышей, можно наблюдать довольно четкую взаимосвязь этих двух тенденций с закономерными эволюционными изменениями эндосперма. Весьма любопытно сравнить при этом особенности эволюционных изменений эндосперма на стадии сформированного эндосперма и на стадии сформированного семени. Нетрудно заметить, во-первых, ясно выраженную тенденцию к редукции эндосперма, происходящую сопряженно с редукцией зародыша. Во-вторых, редукция эндосперма происходит таким образом, что все основные компоненты его строения (тело эндосперма, микропилярный и халазальный гаустории) сохраняются на всех этапах редукции.

Мы приходим к заключению, что основным направлением редукции эндосперма в группе паразитных Норичниковых и Заразиховых является

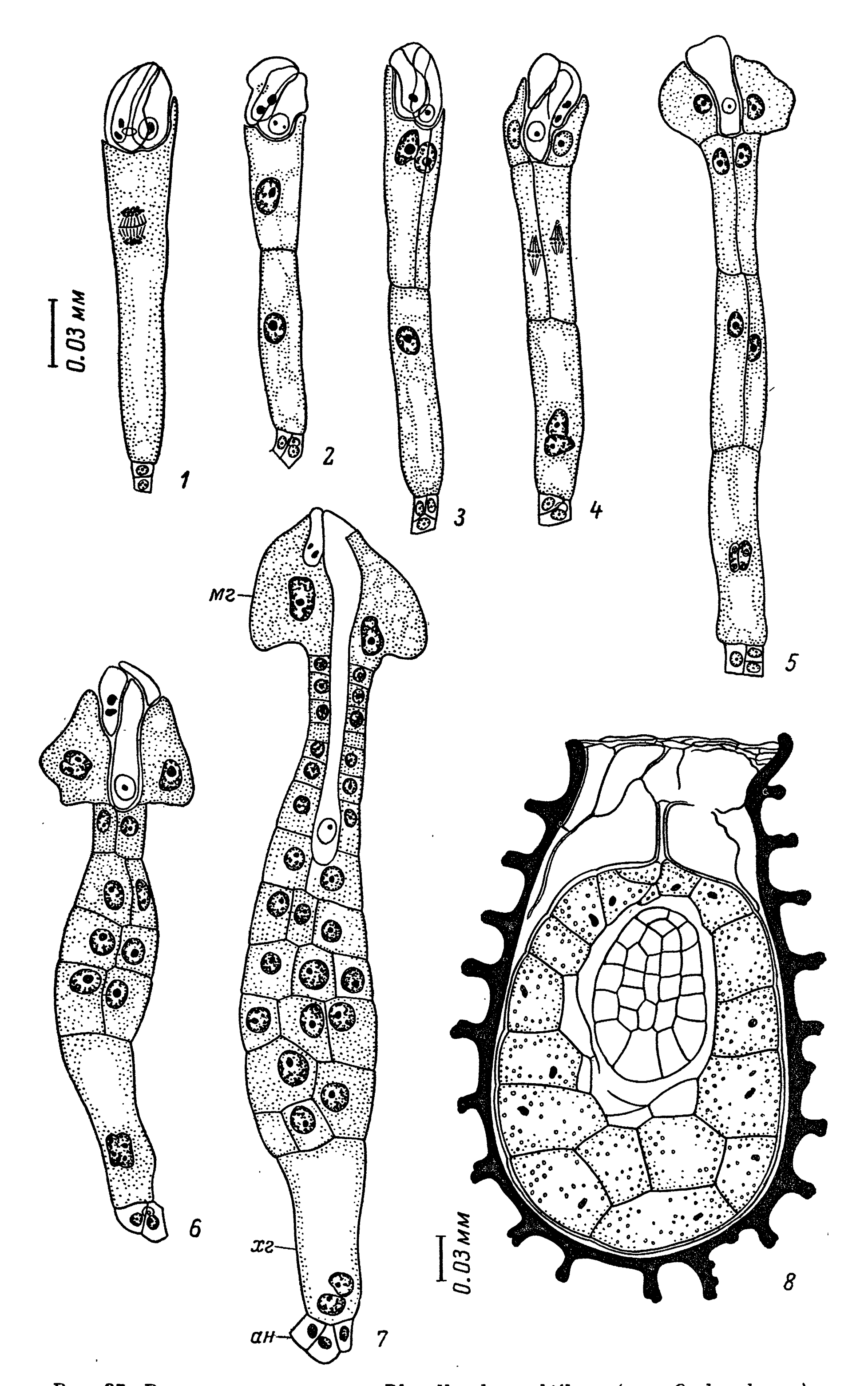


Рис. 37. Развитие эндосперма у *Phacellanthus rubiflorus* (сем. *Orobanchaceae*).

1—8 — последовательность стадий. *мг* — микропилярный гаусторий эндосперма; *хг* — халазальный гаусторий эндосперма; *ан* — антиподы.

направление общей редукции биомассы эндосперма, которое не сопровождается явлениями дифференциальной редукции. Нетрудно заметить также, что редукция эндосперма несколько отстает в ряду поколений от редукции зародыша, что естественно приводит, особенно явственно на первых порах, к изменению соотношения между биомассой зародыша и эндосперма в сформированном зрелом семени.

Изученные нами материалы вполне подтверждают тесную зависимость эволюции эндосперма от характера эволюции зародыша. В связи с редукцией зародыша и чужеядным питанием уменьшается необходимость в больших запасах питающих зародыш тканей в период внутрисеменного и послесеменного развития спорофита-проростка. Отсюда прогрессирующая общая редукция эндосперма.

Эволюция эндосперма в других семействах паразитных растений, представляющих первую форму паразитизма, не обнаруживает сколько-нибудь существенных отличий от описанного выше способа эволюции эндосперма у Норичниковых и Заразиховых. Эволюционные изменения представлены здесь весьма узким спектром. Однако эти отдельные звенья эволюции показывают, что явления общей, постепенно нарастающей редукции эндосперма характерны и для всех других изученных групп паразитов.

ЭНДОСПЕРМ РАСТЕНИЙ СЕМ. CUSCUTACEAE

У представителей этой группы паразитных растений мы не нашли столь же отчетливо выраженной тенденции в направлении общей редукции эндосперма, которая характерна для Норичниковых и Заразиховых. Вспомним, что и редукция зародышей в родах *Cassytha* и *Cuscuta* представлена почти исключительно явлениями дифференциальной редукции. Правда, при сравнении таких видов, как *Cuscuta lehmanniana* и *C. europaea* можно видеть, что сокращение внутрисеменного развития зародыша у *C. europaea* сопровождается некоторым уменьшением биомассы эндосперма. Однако оба эти растения, как и другие виды из сем. Повиликовых, находятся на весьма высоком уровне специализации к паразитизму. Тем не менее у таких видов, как *C. lehmanniana*, мы не обнаруживаем сколько-нибудь отчетливой редукции эндосперма при сравнении их с родственными автотрофными растениями из сем. *Convolvulaceae*.

Вместе с тем у Повиликовых мы находим весьма своеобразные преобразования в эндосперме зрелого семени, обусловленные, очевидно, своеобразием функциональной деятельности спорофита в период прорастания. Необходимость высоких темпов прорастания семян повилики требует весьма активной мобилизации собственных пищевых ресурсов. Организация зрелого эндосперма повилики перед прорастанием замечательным образом приспособлена к этим требованиям. Эндосперм у Повиликовых, как известно, ядерного типа. Ко времени созревания семени эндосперм становится клеточным, а ко времени прорастания, как показывают наши исследования, он «пульперизуется», что выражается в лизисе клеточных элементов эндосперма, в превращении структурного клеточного эндосперма в однородную массу — пульпу (рис. 38). Пульперизация эндосперма повилики перед прорастанием — это, по-видимому, необходимый структурный процесс обеспечения сверхактивных действий проростка-протосомы.

ЭВОЛЮЦИОННЫЕ ПРЕОБРАЗОВАНИЯ ЭНДОСПЕРМА У РАСТЕНИЙ С ТРЕТЬЕЙ ФОРМОЙ ПАРАЗИТИЗМА

Рассмотрим эволюцию эндосперма в этой группе паразитных покрытосеменных на примере эволюции эндосперма в сем. *Pyrolaceae*. Хотя зародыш и эндосперм Грушанковых изменились, по-видимому, в процессе

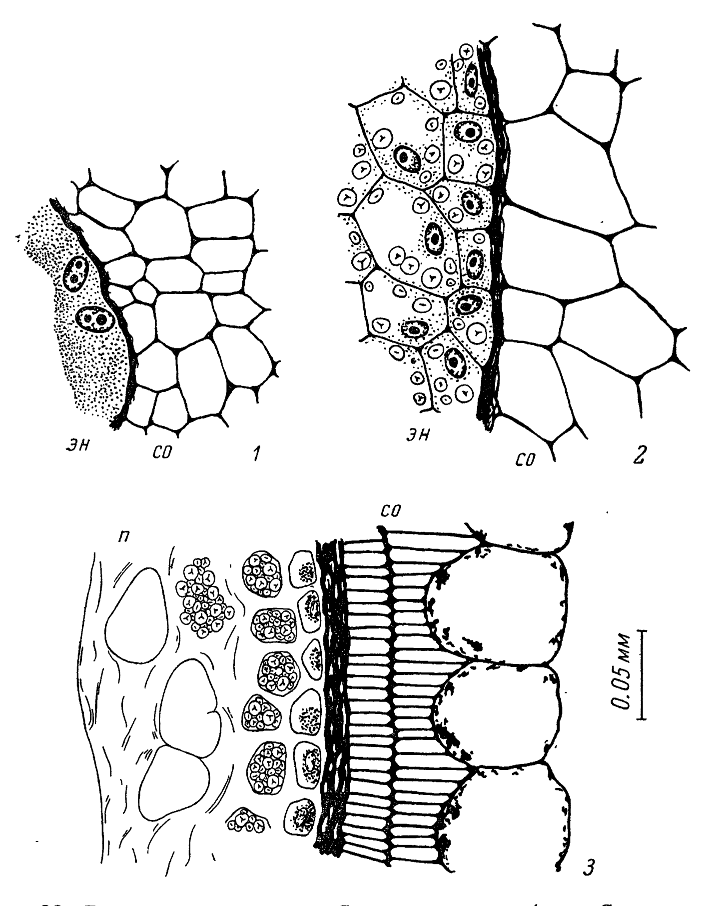


Рис. 38. Развитие эндосперма *Cuscuta europaea* (сем. *Cuscutaceae*).

1 — ядерная стадия эндосперма; *2* — клеточная стадия эндосперма; *3* — эндосперм в зрелом семени. *эн* — эндосперм; *со* — семенная оболочка; *п* — пульпа.

эволюции уже весьма значительно, все же эта группа растений представляет нам для изучения довольно широкий спектр структурных изменений на промежуточных и конечных этапах эволюции аллелопаразитных растений.

Проанализируем способ развития эндосперма как у представителя наименее специализированных (*Orthilia secunda*), так и у представителя наиболее специализированных (*Hypopitys monotropa*) растений из сем. *Pyrolaceae* (Терёхин, 1962а, 1962б, 1962в). У *O. secunda* первое деление эндосперма происходит поперек зародышевого мешка и делит его на две примерно равные части (рис. 39, *1*, *2*). Дочерние ядра отходят к центру каждой из вновь образовавшихся клеток, и каждая из этих дочерних клеток снова разделяется поперечной перегородкой. Образуется, таким образом, ряд из четырех лежащих друг над другом клеток (рис. 39, *3*). Это характерное расположение клеток в один ряд было обнаружено и у других грушанок (Hofmeister, 1858, 1859; Peltrisot, 1904; Samuelsson, 1913; Терёхин, 1962а). Дальнейшее развитие эндосперма характеризуется резкой функциональной и морфологической дифференциацией. Краевые клетки четырехклеточного эндосперма далее не делятся, но превращаются в гаусториальный аппарат эндосперма (рис. 39, *4*—*6*). Две средние клетки делятся продольными (по отношению к оси зародышевого мешка) перегородками, располагающимися обычно под углом 90° одна к другой. В дальнейшем регулярность делений и их ориентация в клетках *O. secunda* ослабляется. В результате возникает овальное тело эндосперма, с внед-

рившейся в него зиготой и гаусториальными структурами на полюсах, отмирающими ко времени созревания семени (рис. 39, 4, *5—6*).

Наши наблюдения над развитием эндосперма у представителей других родов грушанок (*Pyrola rotundifolia*, *P. minor*, *P. media*, *P. chlorantha*, *Chimaphila umbellata*, *Moneses uniflora*) подтвердили идентичность в способе развития эндосперма у всех грушанок. Более того, способ образования эндосперма в принципе оказался идентичным у грушанок с исследованными Вересковыми (Artopeus, 1903; Peltrisot, 1904; Samuelsson, 1913; Palser, 1961).

Гаустории грушанок несут на себе определенные признаки редукции: обычно образуются одноклеточные, одноядерные терминальные гаустории эндосперма, хотя нам удавалось наблюдать и одноклеточные гаустории, содержавшие несколько ядер, и гаустории из двух-, трехъядерных клеток (Терёхин, 1962). Было бы необъективным утверждать, однако, что редуцированные гаустории грушанок утратили и свое функциональное значение. Разумеется, объем выполняемой гаусториями «работы» здесь меньше, но меньше и сама масса тела эндосперма.

Развитие эндосперма вертляниц, изученное нами на примере *Hypopitys monotropa* и *Monotropa uniflora*, вполне соответствует в основных своих чертах развитию эндосперма у грушанок. Начальные этапы развития эндосперма у грушанок (вертляниц) — образование характерного ряда из четырех клеток — были известны еще со времени выхода в свет работ Мюллера (Müller, 1847), Страсбургера (Strassburger, 1878, 1880, 1884), Оливера (Oliver, 1891) и Копланда (Copeland, 1933). Неясным, однако, оставался вопрос о наличии в эндосперме вертляниц гаусториального аппарата. В литературе существовали на этот счет совершенно противоположные взгляды. Кох (Koch, 1880b, 1882) считал, например, что у *Hypopitys monotropa* средние клетки четырехклеточного эндосперма энергично делятся и накапливают запасные вещества, в то время как краевые клетки опустевают и впоследствии исчезают. Самуэльсон (Samuelsson, 1913) и Шнарф (Schnarf, 1931) отводили гаусториям вертляниц то же место, что и гаусториям грушанок, т. е. считали их крайне редуцированными остатками гаусторий *Ericaceae*. Дойель и Гос (Doyel, Goss, 1941) отмечали, однако, что у *Sarcodes* краевые клетки четырехклеточного эндосперма развиваются в гаусториальные образования. Копланд (Copeland, 1933, 1937, 1938, 1939) признавал наличие эндоспермальных гаусторий у *Allotropa*, *Monotropa* и *Sarcodes*, но отрицал в то же время их существование у других вертляниц (*Pterospora*, *Pleuricospora*).

Рассмотрим образование эндосперма у изученной нами *Hypopitys monotropa* (Терёхин, 1962а, 1962б). Две первые генерации клеток воспроизводятся у *H. monotropa* точно тем же путем, что и у описанной выше *Orthilia secunda*, и в результате возникает характерный ряд из четырех лежащих друг над другом клеток эндосперма (рис. 40, *1*, *2*). Как мы видели, у грушанок краевые клетки ряда превращаются в гаустории одновременно и вскоре после формирования ряда из четырех клеток эндосперма. У *H. monotropa* специализация микропилярного гаустория происходит в эндосперме в то же самое время и таким же образом, как и у грушанок. Однако халазальная клетка четырехклеточного эндосперма еще раз делится поперечно, прежде чем образовать гаусторий, и уже дочерняя краевая клетка шестиклеточного эндосперма превращается в халазальный гаусторий (рис. 40, *3*, *4*). В том, что халазальная клетка четырехклеточного эндосперма у *H. monotropa* перед образованием гаустория еще раз делится поперечно, нет ничего принципиально нового, поскольку подобные деления были обнаружены нами в небольшом числе и у грушанок. Отличие состоит в том, что это дополнительное деление происходит у *H. monotropa* регулярно, и в том, что у грушанок в результате подобного деления производится две клетки гаустория, а у *H. mo-*

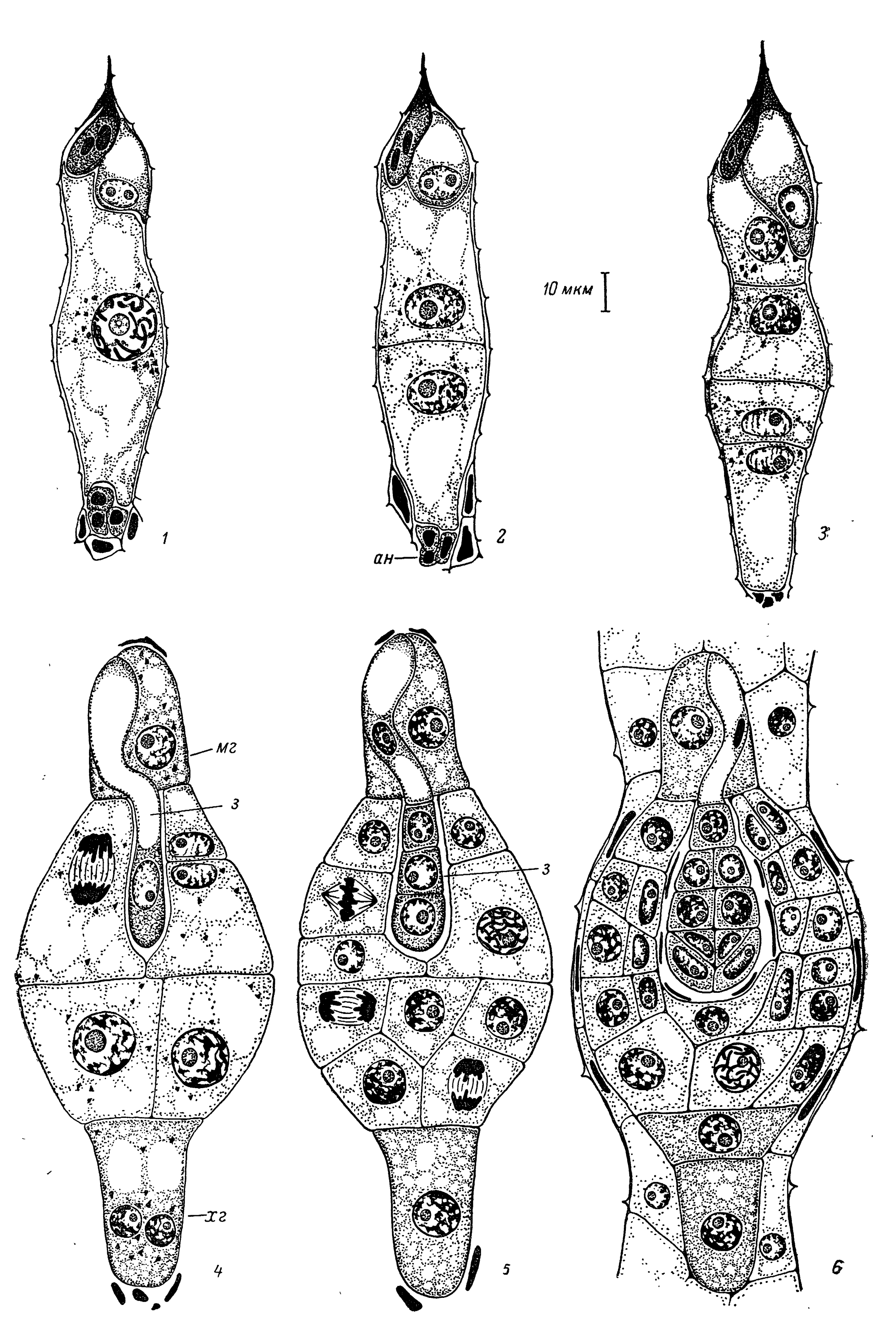


Рис. 39. Развитие эндоспрема у *Orthilia secunda* (сем. *Pyrolaceae*).

мг — микропилярный гаусторий эндосперма; *хг* — хазальный гаусторий эндосперма, *з* — зигота (зародыш); *ан* — антиподы.

notropa одна (краевая) клетка становится гаусторием, тогда как другая включается в состав тела эндосперма (рис. 40, *4—6*).

Анализ развития эндосперма у *Pterospora*, *Pleuricospora*, *Pityopus* и *Sarcodes* показал, что у всех этих вертляниц тоже образуются два эндоспермальных, как правило, одноклеточных гаустория. Имеющиеся в литературе сведения по развитию эндосперма у *Monotropa uniflora* и *Allotropa virgata* (Shibata, 1902a, 1902b; Copeland, 1938) и наши наблюдения показывают, что эндосперм у этих видов образуется тем же путем, что и эндосперм у *H. monotropa*. Сформированный эндосперм *H. monotropa*, состоящий всего из 9—12 клеток, имеет форму и строение, подобные более развитому эндосперму грушанок. Сходен эндосперм и по способу развития, по происхождению, расположению и времени существования эндоспермальных гаусториев (за исключением несущественных различий в образовании халазального гаустория у некоторых вертляниц).

Отсюда мы можем сделать тот единственно возможный вывод, что в процессе эволюции грушанок и вертляниц происходила редукция эндосперма (сопряженная с известной редукцией зародышей) и что эта редукция шла в направлении общей редукции биомассы.

Изучение редукционного ряда в эволюции эндосперма показывает, что общая редукция эндосперма происходила постепенно, путем последовательной терминальной аббревиации и, таким образом, модус терминальной аббревиации и здесь является закономерным инструментом осуществления редукции.

ЭВОЛЮЦИОННЫЕ ПРЕОБРАЗОВАНИЯ ЭНДОСПЕРМА У ОРХИДНЫХ (ЧЕТВЕРТАЯ ФОРМА ПАРАЗИТИЗМА)

К настоящему времени эмбриология изучена лишь у небольшой части растений из десятков тысяч видов, составляющих сем. Орхидных. Часто литературные источники представляют собой описание лишь отдельных фрагментов эмбриологических процессов. Следует заметить, что изучение эмбриологии Орхидных связано с большими трудностями. Об этом можно судить, например, по разным объяснениям одних и тех же процессов, происходящих у одних и тех же родов и видов. Хорошо известно, в частности, разное толкование, которое дается развитию зародышевого мешка и эндосперма у *Cypripedium* (Pace, 1907; Afzelius, 1916; Rutgers, 1923; Prosina, 1930; Francini, 1931; Carlson, 1945; Swamy, 1949; Поддубная-Арнольди, 1959а, 1964б; Савина, 1964). Менее известны различия во взглядах на развитие и строение женского гаметофита и оплодотворения у *Ophrys* (Сенянинова, 1924; Hagerup, 1947; Савина, 1972а, 1972б), на происхождение и развитие зародышевого мешка и эндосперма у *Neottia* (Модилевский, 1916, 1918; Терёхин, Камелина, 1969, 1972).

Особенно спорна в наше время проблема эндосперма у Орхидных. Все исследователи эмбриологии Орхидных согласны с тем, что эндосперм в этой группе растений претерпел в процессе эволюции значительные редукционные изменения (Баранов, 1915; Kusano, 1915; Netolitzky, 1926; Schnarf, 1927; 1931; Swamy, 1949; Магешвари, 1954; Пингер, 1958; Wirth, Withner, 1959; Худяк, 1963; Поддубная-Арнольди, 1964а, 1964б, и др.). Среди эмбриологов и систематиков широко распространено также мнение, что у бóльшей части (если не у всех) представителей этого семейства эндосперм вообще отсутствует (Навашин, 1900, 1951; Баранов, 1915, 1925; Afzelius, 1916; Модилевский, 1916, 1918; Swamy, 1949, и др.). Следует, однако, заметить, что выражение «эндосперм отсутствует» в применении к Орхидным обычно означает, что первичное ядро эндосперма далее не делится и многоядерный эндосперм не образуется (Баранов, 1924; Schnarf, 1927, 1931; Hagerup, 1945, и др.). Иногда имеется в виду, что не образуется и само первичное ядро эндосперма вследствие того, что не происхо-

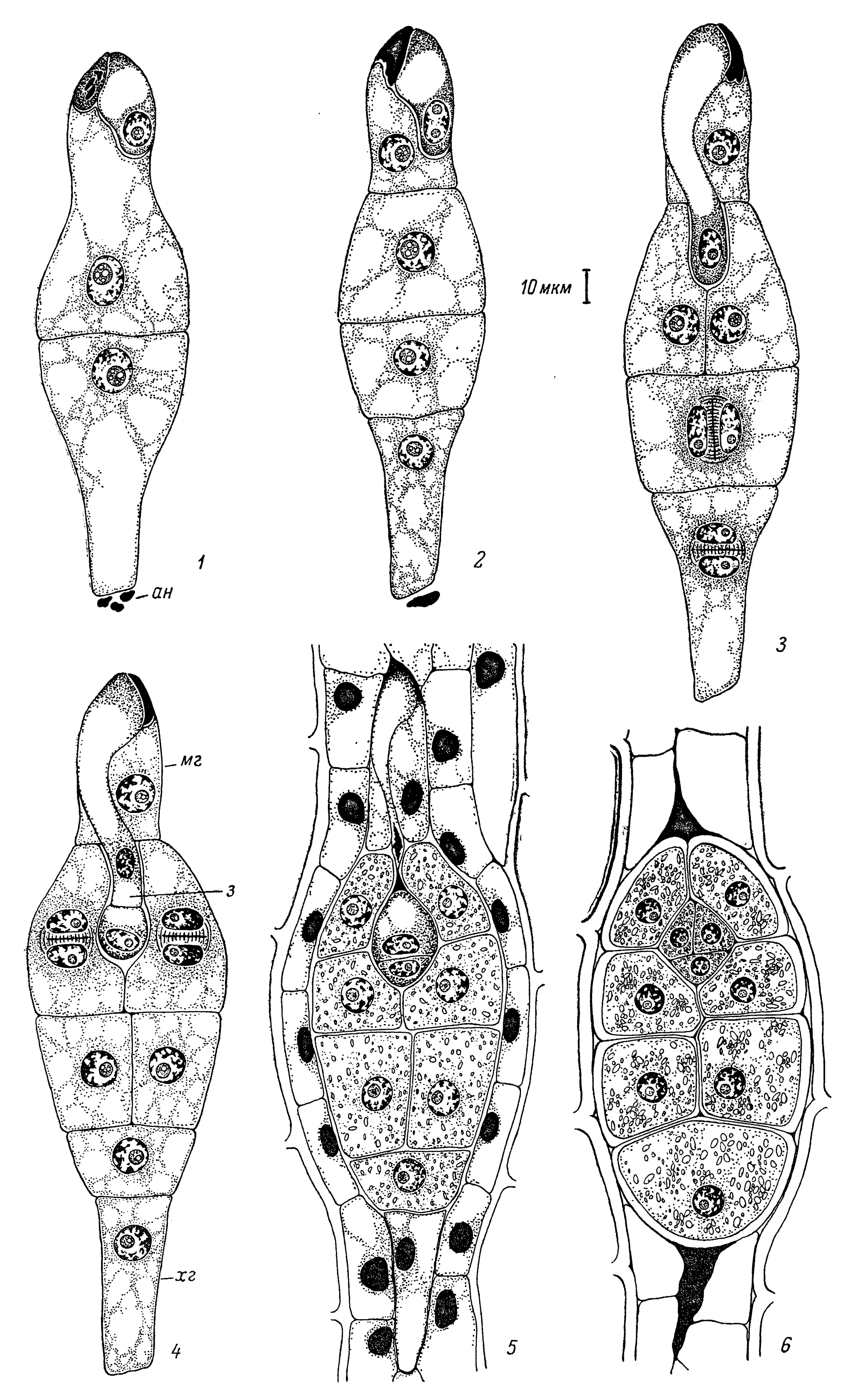


Рис. 40. Развитие эндосперма у *Hypopitys monotropa* (сем. *Pyrolaceae*).

мг — микропилярный гаусторий эндосперма; *хг* — халазальный гаусторий эндосперма; *з* — зигота (зародыш); *ан* — антиподы.

дит слияния полярных ядер и спермия. У *Phajus blumei*, *Phajus* sp. и *Arundia speciosa* три ядра (а именно два полярных ядра и спермий) после оплодотворения не сливаются, на всех стадиях развития зародыша «остаются обособленными, и вследствие этого эндосперм не образуется» (С. Г. Навашин, 1951, стр. 228). Такой же случай отметил П. А. Баранов (1917, стр. 25) у *Trichosma suavis*. У некоторых Орхидных, например у у *Cypripedium* и *Epipactis*, первичное ядро эндосперма испытывает несколько делений без цитокинеза (Carlson, 1945; Hagerup, 1945; Поддубная-Арнольди, 1964б; Терёхин, Камелина, 1969). В этом случае существование эндосперма у Орхидных не подвергается сомнению.

Для Орхидных характерна также тенденция к редукции числа ядер в халазальном конце зародышевого мешка, вследствие чего зрелый зародышевый мешок может содержать 8, 7, 6 или 5 ядер (Swamy, 1949). У одного и того же вида может быть несколько различных состояний зародышевого мешка. Кроме того, возможны и различные варианты в пределах одного состояния (ядерный или клеточный антиподальный аппарат, различное число антиподальных клеток). При этом отчетливой корреляции между степенью развития халазальной области зародышевого мешка и степенью развития эндосперма не наблюдается. Так, у *Epipactis pubescens* или *Goodyera repens* зародышевый мешок имеет три антиподальные клетки и первичное ядро эндосперма (Brown, Sharp, 1911; Afzelius, 1916). С другой стороны, зародышевый мешок у *Chamaeorchis alpina* может быть шестиядерным, а эндосперм представлен двухъядерной структурой (Afzelius, 1916). Для *Cypripedium* (*Paphiopedium*), *Vanilla*, *Epipactis*, *Orchis* и других характерна частая депрессия развития халазальной области зародышевого мешка, хотя некоторым из них свойственно образование многоядерного эндосперма (Pace, 1907; Afzelius, 1916; Hagerup, 1944, 1945; Swamy, 1947, 1949; Поддубная-Арнольди, 1964а; Савина, 1965а, и др.).

Большинство исследователей считает, что у Орхидных как многоядерный эндосперм, так и неразделившееся первичное ядро эндосперма очень быстро дегенерируют после сформирования (Schnarf, 1927; Swamy, 1949; Магешвари, 1954; Wirth, Withner, 1959; Савина, 1964, и др.).

Ливит (Leavitt, 1901) отметил, однако, что у *Spiranthes cernua* живая протоплазма окружает первичное ядро эндосперма, помогая прохождению питательных веществ к зародышу. «Если этот взгляд правилен, — заметил Шнарф (Schnarf, 1927, стр. 330), — то здесь налицо случай одноядерного эндосперма, который, правда, недолго существует».

У *Habenaria linearifolia* (рис. 41) нами было отмечено сравнительно длительное функционирование одноядерной центральной клетки зародышевого мешка и согласованная с развитием зародыша ее постепенная дегенерация (Терёхин, Камелина, 1969). Весьма интересно, что хотя эндосперм у *H. linearifolia* во все время его существования представлен одноядерной структурой, развитие зародышевого мешка здесь не угнетено и протекает по типу *Polygonum*. После завершения редукционного деления макроспороцита моноспорический женский гаметофит *H. linearifolia* развивается характерным для *Polygonum* способом из халазальной макроспоры (рис. 41, *1—6*). Сформированный зародышевый мешок состоит из яйцевого аппарата, трех антипод и центральной клетки, ядро которой образуется слиянием двух полярных ядер. Двойное оплодотворение протекает обычным образом (рис. 41, *6—8*). Первичное ядро эндосперма далее не делится. У *H. linearifolia* оно довольно долго (до образования четырехклеточного зародыша) сохраняет свое строение, форму и размеры, что свидетельствует о нормальном отправлении им своих функций, и начинает дегенерировать сопряженно с дифференциацией и развитием суспензора (рис. 41, *9—15*). Весьма примечательно то, что одноядерный эндосперм функционирует здесь на основе структур нередуцированного зародышевого мешка, что еще раз подтверждает отсутствие

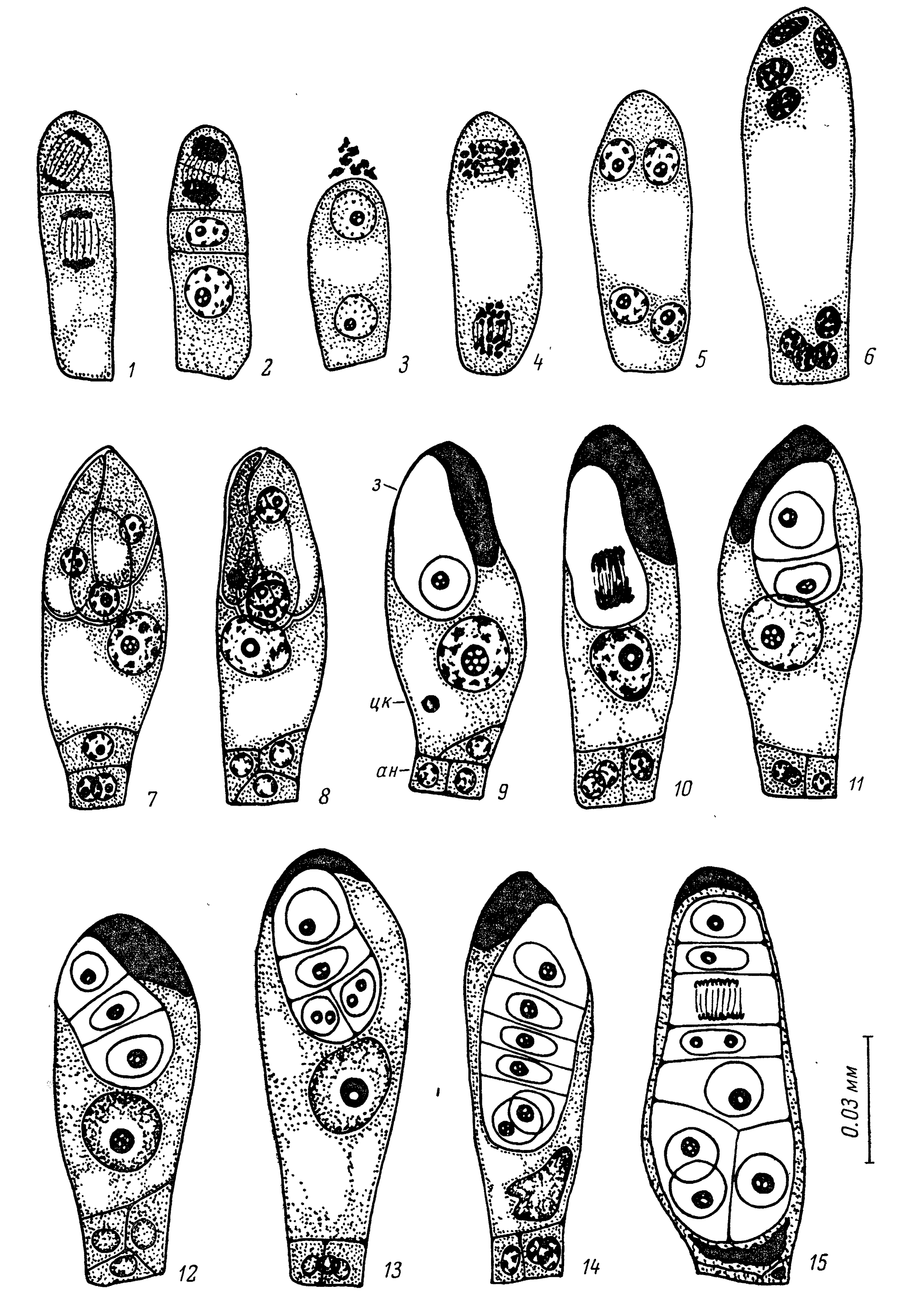


Рис. 41. Развитие зародышевого мешка и эндосперма у *Habenaria linearifolia* (сем. *Orchidaceae*).

з — зигота (зародыш); *цк* — центральная клетка зародышевого мешка; *ан* — антиподы.

прямых корреляций между редукцией зародыша и эндосперма, с одной стороны, и редукцией зародышевого мешка — с другой.

В литературе существуют весьма различные интерпретации поведения свободных ядер зародышевого мешка Орхидных в период оплодотворения и формирования эндосперма. По мнению некоторых исследователей, полярные ядра в зародышевом мешке в процессе оплодотворения могут сливаться не только со спермием, но также с другими свободными ядрами зародышевого мешка, в частности с антиподальными (халазальными) ядрами, а также с ядрами синергид (Pace, 1907, и др.). Впервые, еще до открытия двойного оплодотворения, идею о возможности слияния первичного ядра эндосперма со свободными антиподальными ядрами высказал Страсбургер (Strasburger, 1884) в отношении *Orchis latifolia*. Эта идея была подвергнута критике С. Г. Навашиным (1951) и, видимо, оставлена Страсбургером (Strasburger, 1900) в более поздней работе. Тем не менее эта идея была использована для объяснения развития у *Cypripedium*.

По мнению Пейс (Pace, 1907, стр. 359, 369), исследовавшей три вида *Cypripedium*, первичное ядро эндосперма у них образуется слиянием спермия с верхним полярным ядром и мигрирующим ядром одной из синергид. Вслед за Пейс такой способ развития эндосперма у *Cypripedium* был признан и некоторыми другими авторами, в частности Шарпом (Sharp, 1912) и П. А. Барановым (1915). Шарп для группы исследованных им орхидей описал наряду с «нормальным» тройным слиянием полярных ядер и спермия (*Epidendrum variegatum*) также и слияние одного полярного ядра с двумя антиподальными ядрами (*Phajus grandifolius*, *Corallorhiza maculata*, *Bletia shepherdii*). По мнению П. А. Баранова (1915, стр. 90), у исследованной им орхидеи *Serapias pseudocordigera*, зародышевый мешок которой представлен шестью ядрами, полярное ядро также объединяется с обоими антиподальными ядрами и спермием.

Эти концепции первых исследователей Орхидных не могли не оказать влияния на последующие работы. Согласно Я. С. Модилевскому (1916, 1918), у *Neottia nidus-avis* развитие зародыша обеспечивается не эндоспермом, а замещающей его структурой, представленной ценоцитным комплексом из ядра синергиды, оплодотворенного полярного ядра и двух ядер антипод. Наше изучение *Neottia nidus-avis* не подтвердило этих представлений Я. С. Модилевского. Зародышевый мешок *N. nidus-avis* развивается из халазальной мегаспоры. В его развитии нетрудно уловить модификацию типа *Polygonum*, обусловленную угнетением развития халазальной области.

Строение зародышевого мешка *N. nidus-avis* после оплодотворения определенно указывает на то, что халазальные ядра не участвуют в двойном оплодотворении и образовании эндосперма. Объем только что образовавшегося первичного ядра эндосперма также свидетельствует в пользу его диплоидного (верхнее полярное ядро+спермий) происхождения. Хотя нам не удалось точно подсчитать число хромосом в пластинке деления первичного ядра эндосперма, примерный подсчет оказался близким к $2n$.

Таким образом, сформированный эндосперм *Neottia nidus-avis* крайне редуцирован и представлен двумя-четырьмя, по-видимому, диплоидными ядрами.

Известны попытки объяснить слабую дифференциацию зародыша в зрелых семенах орхидей редукцией эндосперма (Coulter, Chamberlain, 1912). Но, как отметили Вирт и Витнер (Wirth, Withner, 1959), у *Podostemaceae* эндосперм отсутствует, а в зрелых семенах имеются тем не менее хорошо развитые зародыши. Вирт и Витнер обнаружили также, что орхидеи, у которых первичное ядро эндосперма испытывает несколько делений, имеют не более дифференцированные зародыши, чем другие виды. На основании этого они приходят к выводу об отсутствии корреляции между степенью развития эндосперма и степенью дифференциации зародыша.

Хотя тесной корреляции между развитием зародыша и эндосперма действительно нельзя подметить, существует определенная взаимосвязь между некоторыми особенностями эмбриогенеза Орхидных и степенью развития у них эндосперма. Эта связь довольно сложная, так как она обусловлена не одним (степень дифференциации зародыша), а по крайней мере двумя факторами (степень редукции зародыша и степень развития суспензора).

В результате сопоставления данных об эндосперме Орхидных с данными о типах и степени развития у них суспензорного аппарата (Swamy, 1949; Терёхин, Камелина, 1969, и др.), а также с материалами о степени развития зародыша в сформированных семенах орхидей, мы пришли к выводу, что многоядерный эндосперм встречается главным образом у орхидей, зародыши которых лишены суспензора или имеют слабо развитый суспензор (I и II типы суспензоров, по Свами). Сюда относятся виды *Vanilla* (до 10 ядер эндосперма), *Phajus* (до 4 ядер), *Cypripedium* (до 6 ядер), *Epipactis* (до 6 ядер), *Neottia* (до 4 ядер), *Nigritella* (до 4 ядер) и целый ряд других растений.

По мнению Свами (Swamy, 1949, стр. 217), «бессуспензорные зародыши широко представлены в трибах *Cypripedilinae* и *Neottinae*; зародыши с суспензором I типа — в *Phajinae* и *Dendrobiinae*; с суспензором II типа — в *Ophrydinae*». Можно думать, что именно в этих группах растений в первую очередь будут обнаружены виды с многоядерным эндоспермом.

Таким образом, число ядер эндосперма у Орхидных находится в обратной зависимости от степени развития суспензора. На эту коррелятивную зависимость, очевидно, накладывается и другая: число ядер эндосперма у Орхидных сокращается с уменьшением массы зародыша, числа клеток, составляющих зрелый зародыш, и степени его дифференциации. Именно поэтому виды со стабильно одноядерным и длительно существующим эндоспермом встречаются у растений со слабо развитым суспензором и сравнительно небольшим зрелым зародышем. Это характерно для представителей родов *Platanthera*, *Habenaria*, *Gastrodia*, *Orchis*, *Cymnadenia*, *Goodyera*.

Анализ литературных данных и собственные исследования не позволяют нам согласиться с мнением Свами (1949) и некоторых других эмбриологов в том, что эндосперм развивается только у представителей *Cypripedilinae* и *Neottiinae* и не встречается ни в одном из родов с более высокой специализацией и что элиминация эндосперма является прогрессивной тенденцией у Орхидных. Изучение эмбриологии Орхидных показывает, что процесс редукции эндосперма не сопровождается его полной элиминацией. Происходящее у многих Орхидных частичное замещение эндосперма деятельностью суспензорного аппарата не дает еще основания для вывода о полной элиминации эндосперма.

Ранее (Терёхин, Камелина, 1969) был описан комплекс факторов, который обусловливает, по нашему мнению, редукцию эндосперма у Орхидных. Напомним кратко экологическую ситуацию, в которой естественный отбор приводит к определенной форме и степени редукции эндосперма и зародыша у Орхидных. На рис. 42 изображено строение зрелых семян у представителей сем. *Pyrolaceae* и *Orchidaceae*. Оба представленных на рисунке вида растений являются облигатными микотрофами с развитым механизмом фагоцитоза. Объяснить различия в строении семян этих видов растений (присутствие или отсутствие эндосперма, строение, характер и степень дифференциации зародышей) невозможно, исходя из представлений об их сапрофитизме. Между тем особенности паразитного образа жизни видов *Moneses* и *Neottia* как раз и дают возможность точно объяснить все основные черты организации их зрелых семян.

У *Moneses* при прорастании семени за счет эндосперма развивается лишь базальный полюс зародыша, а гифы микоризного гриба внедряются в ткани у основания проростка (эти особенности вытекают из эволюции

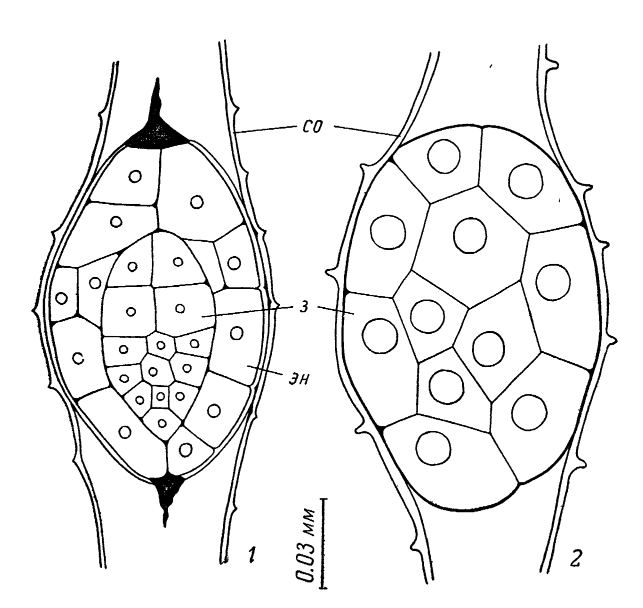


Рис. 42. Строение зрелого семени.

1 — *Moneses uniflora* (сем. *Pyrolaceae*); 2 — *Neottia nidus-avis* (сем. *Orchidaceae*) з — зародыш; эн — эндосперм; со — семенная оболочка.

определенного типа взаимоотношений гриба и высшего растения). Вследствие этого у зародыша *Moneses* имеется более меристематическая базальная область, а в семени сохраняется небольшой эндосперм. У *Neottia* и других Орхидных атакующий гриб внедряется в клетки базальной области зародыша еще до начала его послесеменного развития. В связи с этим тело зародыша состоит из почти однородных паренхиматозных клеток, а эндосперм в зрелом семени отсутствует.

Эволюционные изменения эндосперма у Орхидных происходили и, повидимому, происходят в настоящее время в направлении его постепенной редукции, осуществляемой посредством последовательной утраты конечных стадий развития (модус терминальной аббревиации). Редукция эндосперма находится в прямой зависимости от степени редукции зародыша и в обратной — от степени развития суспензорного аппарата. В крайних случаях редукции весь эндосперм представлен первичным ядром с окружающей его плазмой (например, у *H. linearifolia*). Вопрос о возможности замещения деятельности эндосперма деятельностью свободных, не сливающихся ядер центральной клетки, ядер разного происхождения, требует дальнейшего исследования.

ВЫВОДЫ

Материалы настоящей главы свидетельствуют о том, что паразитический образ жизни влияет не только на эволюцию зародышей, но также и на эволюцию эндосперма.

При этом влияние паразитизма на эволюцию эндосперма сказывается более опосредованно, через морфогенетические коррелятивные зависимости между зародышем и эндоспермом.

Некоторые стороны эволюции эндосперма паразитных покрытосеменных обнаруживают взаимосвязь с особенностями способов чужеядности (*Cuscutaceae*).

Анализ эволюционных преобразований эндосперма в семействах Норичниковых, Заразиховых и Грушанковых показывает, что эволюция эндосперма в этих группах растений идет в направлении его общей редукции и осуществляется путем последовательных терминальных аббревиаций.

Глава V

О ВЛИЯНИИ ПАРАЗИТНОГО ОБРАЗА ЖИЗНИ НА ЭВОЛЮЦИЮ ПОЛОВЫХ СТРУКТУР

Основная функция жизнедеятельности половых структур покрытосеменных растений — воспроизводство спорофитов нового поколения. Эти структуры не принимают участия в обеспечении особи питанием, напротив, они являются потребителями энергии. В связи с этим трудно было ожидать заметного влияния чужеядности на эволюцию вышеназванных структур. Тем не менее влияние паразитизма на эволюцию завязи, мегаспорангия и других половых структур иногда весьма заметно, что объясняется тесными коррелятивными отношениями между различными тканями и органами.

ЗАВЯЗЬ, МЕГАСПОРАНГИЙ, ЖЕНСКИЙ ГАМЕТОФИТ

Рассмотрим на нескольких примерах эволюционные тенденции в преобразовании гинецея под влиянием паразитного образа жизни и способы осуществления этих тенденций.

Пор. *Scrophulariales* (паразитные представители). Благодаря тщательным анатомическим исследованиям развития и строения завязи удалось идентифицировать способ развития плаценты семейств Норичниковых и Заразиховых, что помогло установить близкое родство этих групп растений (Hartl, 1956; Тиаги, 1962; Никитичева, 1970).

Влияние паразитизма на эволюцию завязи в семействах *Scrophulariaceae* и *Orobanchaceae* может быть обнаружено в изменениях степени и характера дифференциации каждой из плацент, являющихся основой увеличения семенной продуктивности.

Изучение завязи паразитных Норичниковых и Заразиховых обнаруживает постепенное возрастание биомассы и степени руминации плацентарных тканей по мере усиления специализации к паразитному образу жизни. Руминация плаценты, равно как и увеличение ее биомассы — необходимая морфогенетическая основа увеличения производства семян. Ряд, построенный в соответствии с эволюцией в направлении совершенствования паразитного образа жизни и приспособлений к этому образу жизни, отчетливо обнаруживает тенденцию к увеличению массы плацентарной ткани (рис. 43), коррелирующую с увеличением числа семян в завязи и с редукцией биомассы отдельного семени у Норичниковых и Заразиховых (Терёхин, 1968а).

Анализ развития слабо и хорошо выраженных плацент у Норичниковых и Заразиховых показывает, что эти различия могут быть вызваны увеличением числа клеток в той или иной зоне плацентарной ткани. Этот процесс, противоположный по своей морфогенетической сущности явлениям редукции, мы называем амплификацией.

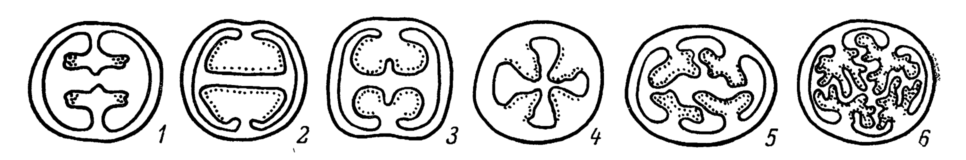


Рис. 43. Эволюция плацентации в семействах *Scrophulariaceae* и *Orobanchaceae*.

1 — *Graderia scabra*; 2 — *Boschniakia rossica*; 3 — *Orobanche purpurea*; 4 — *Phacellanthus tubiflorus*; 5 — *Phelypaea coccinea*; 6 — *Aeginetia indica*.

Наряду с изменениями, происходящими в завязи, в семействах Норичниковых и Заразиховых отчетливо выражена тенденция к редукции клеточной массы женского спорангия. Как показывают наблюдения З. И. Никитичевой (1970) и наши, уменьшение биомассы семяпочек происходит прежде всего за счет уменьшения числа клеток (клеточных слоев) в интегументе и нуцеллусе. Кроме того, происходит элиминации васкулярной ткани семяпочки и замещение васкулярного пучка ценоцитными структурами (Терёхин, 1966; Никитичева, 1966, 1970). В части интегумента, противоположной месту срастания семяпочки с фуникулусом, в анатропных семяпочках Заразиховых мы находим у *Cistanche tubulosa* — 6 (Tiagi, 1952a), у *Phelypaea coccinea* (Терёхин, 1966) и *Orobanche pallidiflora* — 3—4 (Никитичева, 1970), у *Aeginetia indica* — 2—3 (Tiagi, 1952b) слоя клеток в итегументе. Таким образом, редукция числа слоев клеток в интегументе очевидна.

Развитие зародышевого мешка у всех исследованных паразитных Норичниковых и Заразиховых в общем единообразно (Scnarf, 1931; Davis, 1966; Никитичева, 1970). Это подтверждают наши наблюдения над *Rhynhocorys orientalis*, *Tozzia alpina*, *Phelypaea coccinea*, *Phacellanthus tubiflorus*, *Orobanche crenata*, *O. colorata*, *O. grossheimii* (рис. 44).

Зародышевый мешок типа *Polygonum* развивается обычно из халазальной макроспоры тетрады. Некоторые отклонения в развитии зародышевого мешка встречаются как среди паразитных, так и среди автотрофных представителей сем. Норичниковых. У *Pentstemon secundiflorus* (Evans, 1919), *Pedicularis sylvatica* (Berg, 1954), *Striga orobanchoides* (Tiagi, 1956) зародышевый мешок может развиваться из любой макроспоры тетрады; у *Linaria remosissima* (Davis, 1966) обнаружен зародышевый мешок *Allium*-типа, а у *Melampyrum lineare* (Arekal, 1963a) — тетраспорический тип зародышевого мешка. Но подобные отклонения не отражаются на основных особенностях строения зрелого зародышевого мешка.

Более интересны вариации в развитии халазальной части зародышевого мешка. У некоторых видов в зародышевых мешках были обнаружены не три, как обычно, а две антиподальные клетки, одна из которых двуядерная. Впервые это было найдено у двух видов *Rhinanthus* (Schmid, 1906), а затем — у *Sopubia trifida* (Jyengar, 1940c), *Veronica agrestis* (Varghese, 1963), *Mimulus ringens* (Arekal, 1965) и др.

З. И. Никитичева (1970) подробно исследовала развитие халазальной части зародышевого мешка у *Lathraea squamaria*. Она показала, что у этого растения встречаются как нормально развитые зародышевые мешки (с тремя антиподальными клетками), так и зародышевые мешки с двумя антиподами, одна из которых двуядерная. Весьма характерно, что у *L. squamaria* была обнаружена весьма ранняя дегенерация ядер антиподальных клеток: они часто приобретают пикнотический вид, теряют сферическую форму и уменьшаются в размерах еще до полного сформирования зародышевого мешка. Нестабильную депрессию халазальной области зародышевого мешка у *L. squamaria* мы можем рассматривать, по-видимому, как один из первых шагов в направлении редукции халазальной области зародышевого мешка, которая широко распространена в более специализированных семействах, таких как *Balanophoraceae* или *Orchidaceae*.

Заключая обзор эволюции половых структур паразитных растений в пор. *Scrophulariales*, мы должны отметить следующее. Наряду с редукцией семяпочек мы встречаемся в семействах Норичниковых и Заразиховых с преобразованиями иного характера — с амплификацией (усложнением) плацентации и увеличением ее биомассы. Имеющиеся в нашем распоряжении материалы показывают, что эволюционные изменения обоего рода (редукции и амплификации) осуществляются путем последовательных терминальных преобразований: при редукции — посредством терминальной аббревиации, при амплификации посредством терминальной пролонгации. Таким образом, представленные материалы подкрепляют сделанные нами ранее выводы о последовательных терминальных изменениях как основных элементарных модусах эволюционных морфогенетических преобразований.

Пор. *Santalales* (паразитные представители). Представители этого порядка имеют весьма примечательные особенности строения половых структур. Лизикарпная, по определению А. Л. Тахтаджяна (1964), завязь — один из наиболее характерных признаков этих растений. Можно различить три основные формы структурной организации завязи этих растений:

1) в завязи развивается свободная центральная колонка («сосочек»), несущая более или менее дифференцированные мегаспорангии; этот тип организации завязи обнаружен нами у *Olax stricta*, *Ximenia americana*, *Santalum album*, *Osyris arborea*, *Aptandra spruceana*, *Schoepfia pringlei*, *Thesium ramosum*, *Comandra pallida*, *C. elegans* и некоторых других растений (рис. 45, *1—11*);

2) центральная колонка не несет мегаспорангиев, и археоспориальные клетки образуются непосредственно в ткани центральной колонки; этот тип организации завязи обнаружен нами у *Arceuthobium oxycedri*, *Korthalsella opuntia*, *Loranthus sphaerocarpus*, *Phrygilanthus aphyllus* и *Exocarpus menziesii* и др. (рис. 45, *12*, *13*);

3) археспориальные клетки развиваются в тканях основания завязи, центральная колонка не образуется; этот тип организации завязи обнаружен нами у *Viscum album*, *Helixanthera hookeriana*, *Barathranthus axanthus*, *Dendrophthoe pentandra*, *D. falcata*, *Scurrula atropurpurea* (рис. 45, *14*).

Более полные данные о распределении разных типов строения завязи в порядке можно найти в сводках Сингха (Singh, 1952), Паливаля (Paliwal, 1956), Джори и Бхатнагара (Johri, Bhatnagar, 1960). Эти сводки написаны как на основе оригинальных наблюдений, так и на данных других авторов (Treub, 1881; Reiche, 1904; Rauh, 1937; Fagerlind, 1948b, 1959 и др.).

Главным в дискуссии о происхождении характерной завязи в пор. *Santalales* является вопрос о происхождении центральной колонки. Некоторые авторы склонны признавать ее карпеллярное происхождение (van Tieghem, 1896b; Dowding, 1931; Saunders, 1939; Smith, Smith, 1942, и др.). Однако большинство исследователей склонны признать ее вполне (Treub, 1881, 1883, 1883c; Johnson, 1889; Jork, 1913; Jyengar, 1937; Rau, 1942; Kuijt, 1960, и др.) или частичное (van Teighem, 1969a; Schaeppi, Steindl, 1937; Schaeppi, 1942; Palival, 1956, и др.) осевое происхождение.

Решение вопроса об эволюционном происхождении лизикарпной завязи *Santalales* зависит, как нам представляется, прежде всего от выяснения морфогенетической сущности структур, образующих центральную колонку. По этому вопросу также нет единого мнения. Гофмейстер (Hofmeister, 1859) принимал центральную колонку за семяпочку, тогда как Трейб (Treub, 1881), предложивший термин «mamelon» («сосочек»), считал колонку тканью осевого происхождения, несущую нуцеллусы более или менее редуцированных семяпочек. Согласно Грифиту (Griffith, 1844), колонка представляет собой свободную центральную плаценту, на которой висят семяпочки. В большей или меньшей степени с точкой зрения

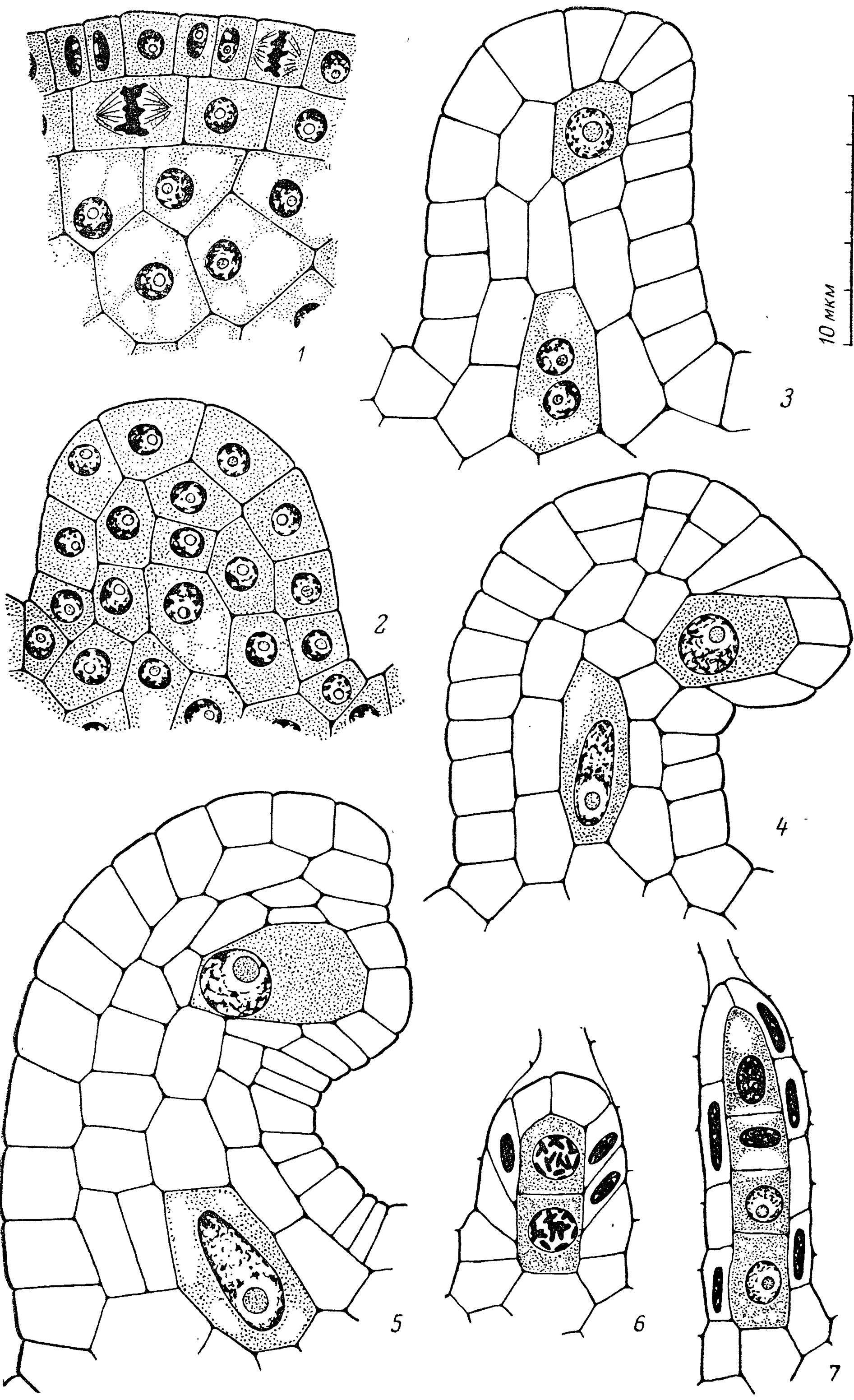


Рис. 44. Развитие семяпочки и зародышевого мешка у *Phelypaea coccinea* (сем. *Orobanchaceae*).

1 — плацента; *2—7* — развитие семяпочки и мегаспорогенез; *8—11* — развитие зародышевого мешка; *12* — строение зрелого зародышевого мешка и семяпочки.

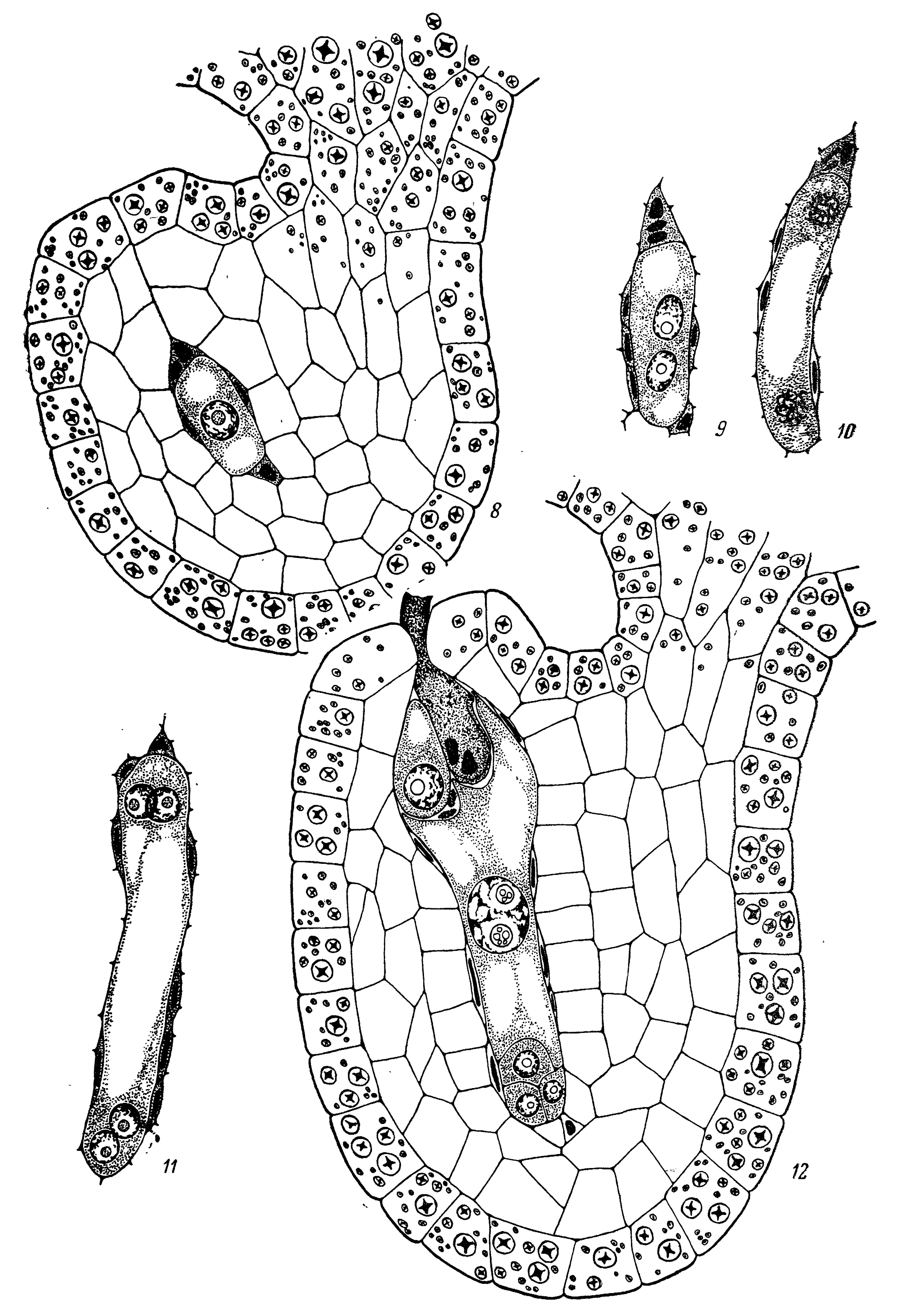


Рис. 44 (*продолжение*).

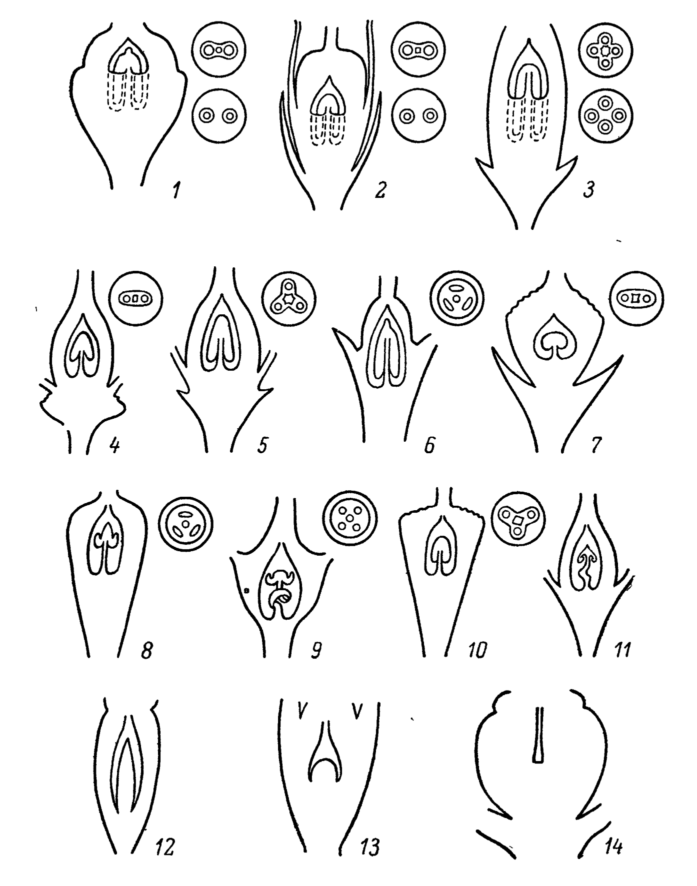


Рис. 45. Строение завязи у некоторых представителей порядка *Santalales* (продольные и поперечные срезы, схематизировано).

1 — Schoepfia pringlei; 2 — S. haitiensis; 3 — Ximenia americana; 4 — Apthandra spruceana; 5 — Olax stricta; 6 — Dulacia grandiflora; 7 — Anacolosa puberula; 8 — Comandra elegans; 9 — C. pallida; 10 — Osyris compressa; 11 — Pyrularia pubera; 12 — Arceuthobium douglasii; 13 — A. oxycedri; 14 — Viscum album.

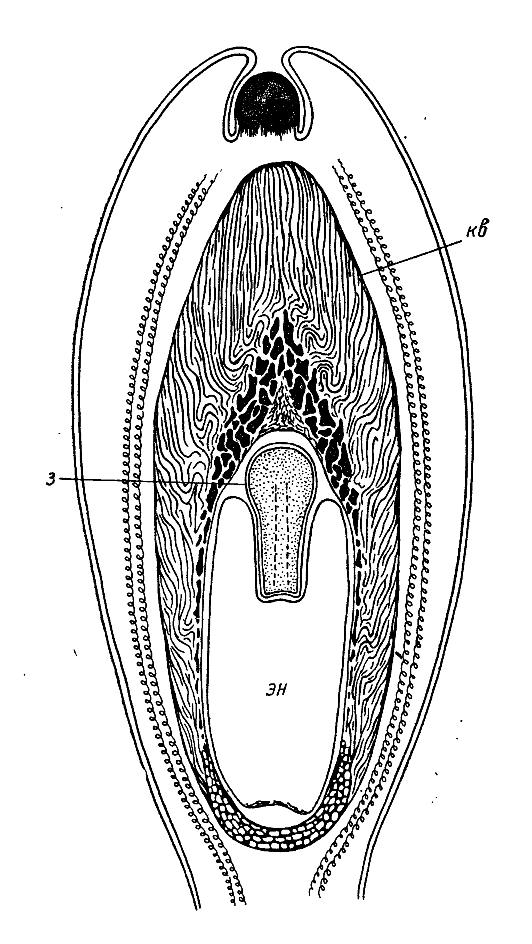
Грифита и Трейба соглашается большинство исследователей (Guignard, 1885; York, 1913; Modilewsky, 1928; Chulle, 1933; Jyengar, 1937; Schaeppi, Steindl, 1937; Rao, 1942; Schaeppi, 1942; Smith, Smith, 1942; Maheshwari, Singh, 1952; Paliwal, 1953; Johri, Bhatnagar, 1960, и др.).

Оригинальную гипотезу происхождения завязи и колонки *Santalales* выдвинул Фагерлинд (Fagerlind, 1948b). Согласно его точке зрения, представители пор. *Santalales* обладают морфологически единым центрально-колонковым семяпочковым комплексом, различающимся по степени редукции нуцеллуса. У *Phoradendrae*, *Arceuthobieae*, *Agonandreae*, *Helosideae* этот комплекс соответствует массивному нуцеллусу, у *Scurrula* и *Taxillus* — слабо развитому нуцеллусу, у *Helixanthera* и *Visceae* — рудиментарному нуцеллусу.

Редукционные ряды, построенные в соответствии с увеличением функциональной специализации к паразитизму, обнаруживают обычно постепенную редукцию и последовательную элиминацию сначала интегументальных, затем нуцеллярных, а впоследствии и плацентарных (колонковых) образований (Fagerlind, 1948b; Терёхин, Яковлев, 1967). Таким образом, ближе к истине представление тех исследователей, которые рассматривают в качестве исходных структур свободную центральную плаценту, несущую более или менее дифференцированные семяпочки, с последующей редукцией и постепенной элиминацией семяпочек и самой плаценты.

Рис. 46. Строение зрелого плода *Arceuthobium oxycedri* (сем. *Loranthaceae*).

з — зародыш; *эн* — эндосперм; *кв* — слой клейких веществ.



В настоящее время нет сколько-нибудь достаточных данных для обсуждения вопроса о причинах происхождения лизикарпной завязи «санталоидного» типа. Можно лишь предположить, что ее происхождение могло быть связано с особенностями плодообразования и характером функциональной активности структур плода. Мы, однако, можем более определенно говорить об эволюции уже лизикарпной завязи в пределах пор. *Santalales*. В этом процессе обнаруживаются хотя и опосредованные, но довольно явные корреляции с чужеядным существованием этих растений. Рассмотрим этот вопрос на примере сем. Ремнецветниковых.

Для всех или для большинства представителей семейства характерно образование в стенке плода так называемого «липкого слоя». Различие только в том, что в подсем. *Loranthoideae* липкий слой располагается снаружи от проводящих пучков завязи, а в подсем. *Viscoideae* — внутри (у *Korthalsella* и снаружи и внутри). Функциональное значение липкого слоя заключается в том, чтобы приклеить плод (или его центральную часть, если плод прошел через пищеварительный тракт животного) к коре растения-хозяина.

Рассмотрим, как устроен вполне сформированный плод у некоторых наиболее специализированных представителей семейства — *Viscum album* и *Arceuthobium oxycedri* (рис. 46). Зародыш и эндосперм погружены прямо в ткани плода, какие-либо семяподобные структуры полностью отсутствуют. Сопоставим устройство плода с его функциями. Как известно, основная функция зрелого плода покрытосеменного растения состоит обычно в том, чтобы тем или другим способом содействовать распространению семян, или, точнее, распространению зародышей спорофита нового поколения. Основная же функция семян заключается в сохранении этих зародышей до времени, благоприятствующего прорастанию.

В тех многочисленных случаях, когда семена участвуют и в распространении зародышей, они бывают снабжены для этого специальными образованиями: крыловидными придатками, элайозомами, ариллусами и т. п. У *Viscum* ни одну из этих функций семя не выполняет, поскольку «заботы» о распространении зародышей берут на себя структуры плода. Надобность в длительном хранении зародышей отпадает, поскольку, как показывают многочисленные исследования, зародыши способны прорастать сразу же после прикрепления к тканям растения-хозяина и не выдерживают сколько-нибудь длительного хранения (Tubeuf, 1923; Mac Lückie, 1923; Rauh, 1937; Funke, 1939; Menzies, 1954; Kuijt, 1960; Cohen, 1965, и др.).

Плоды *Viscum* сочные, привлекающие птиц, и распространение их происходит с помощью птиц. Плоды проходят обычно через пищеварительный тракт птиц, но клейкая, желеобразная ткань плодов хорошо предохраняет их от переваривания и прочно приклеивает вместе с экскрементами к ветвям растений-хозяев. Строение зрелых плодов, таким образом, удивительно точно соответствует их функциям распространения зародышей и прикрепления их к питающему субстрату. Такое строение зрелого плода подготавливается всем ходом его развития. Отсюда мы делаем вывод, что элиминация семяпочки и плацентарных образований в завязи у *Viscum* есть в конечном счете следствие определенного поведения зрелого плода. У *Viscum* мы находим, по-видимому, крайнее выражение общего процесса, свойственного и другим представителям сем. Ремнецветниковых.

Мак-Люкки (Mac Lückie, 1923) и Шеленберг (Schellenberg, 1932) также считали возможным рассматривать редукцию плацентарно-семяпочкового комплекса у представителей *Santalales* в связи с переходом этих растений к паразитному существованию. Однако они не смогли вскрыть конкретных факторов и «каналов» этой редукции. Фагерлинд (Fagerlind, 1948b) отрицал наличие прямых корреляций между паразитизмом и эволюцией гинецея у *Santalales*. Тем не менее он не смог полностью опровергнуть возможность подобных опосредованных взаимосвязей.

В общей проблеме эволюции гинецея в пор. *Santalales* наиболее остро дискуссионным является вопрос о морфогенетической сущности «цветка» *Balanophora*. Как известно, Гофмейстер (Hofmeister, 1858), Эйхлер (Eichler, 1869), Энглер (Engler, 1894), Трейб (Treub, 1898) и Хармс (Harms, 1935) рассматривали «цветок» *Balanophora* в качестве образования, представленного семяпочкой, лишенной интегумента. Лотси (Lotsy, 1899) считал возможным говорить о плацентарной морфогенетической природе «цветка» этих растений. Однако Ван Тигем (van Tieghem, 1896), Гебель (Goebel, 1933) и Фагерлинд (Fagerlind, 1945c) энергично отстаивали идею, согласно которой «цвѐток» *Balanophora* представлен крайне редуцированной завязью. Действительно, для последней точки зрения имеются, как показал Фагерлинд (Fagerlind, 1945c), определенные основания.

Известно, что у таких членов сем. *Balanophoraceae*, как *Lophophytum* (Eichler, 1869), *Rhopalocnemis* (Lotsy, 1901), *Helosis* (Fagerlind, 1938) и некоторых других, женский цветок представлен завязью, весьма сходной по своим основным чертам организации с завязью некоторых растений из сем. *Loranthaceae* (рис. 47). Характер осей соцветий второго и следующих порядков, расположение кроющих чешуй и действительных или мнимых женских цветков в соцветиях, соотношения в распределении мужских и женских цветков на двуполых побегах и т. п. — все это обнаруживает, с другой стороны, значительное сходство между растениями с очевидно карпелярным строением цветка (*Lophophytum*, *Rhopalocnemis*, *Helosis*) и растениями типа *Balanophora*. Эти факты, а также образование зародышевого мешка *Balanophora* из апикальной макроспоры и характерное «искривленное» его разрастание (что тоже говорит, по мнению Фагерлинда (1945a), о родстве *Balanophoraceae* и *Loranthaceae*), позволили Фагерлинду (1945c) построить единый эволюционный ряд, показывающий направление и характер редукционных процессов в эволюции завязи *Santalales*. Этот ряд редукции завязи замыкает *Balanophora*.

Изучение развития женских половых структур у представителей рода *Balanophora*, проведенное нами совместно с М. С. Яковлевым (Терёхин, Яковлев, 1967), не позволяет согласиться с эволюционной интерпретацией «цветка» *Balanophora*, предложенной Фагерлиндом (Fagerlind, 1948b), как крайне редуцированной завязи.

Проблема происхождения «цветка» *Balanophora* рассмотрена в целом в уже упомянутой статье (Терёхин, Яковлев, 1967). Мы позволим себе остановиться кратко лишь на некоторых важнейших ее аспектах. Для пред-

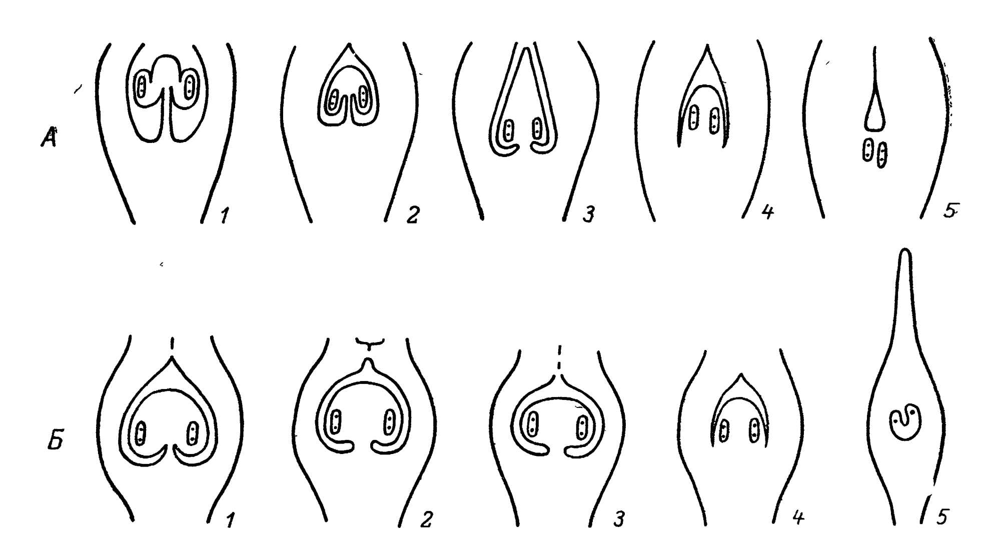


Рис. 47. Редукция семяпочек и плаценты в порядке *Santalales*.

А: *1* — *Comandra*; *2* — *Osyris*; *3* — *Santalum*; *4* — *Arceuthobium*; *5* — *Viscum*. *Б*: *1* — *Lophophytum* *2* — *Scybalium*; *3* — *Rhopalocnemis*; *4* — *Helosis*; *5* — *Balanophora*.

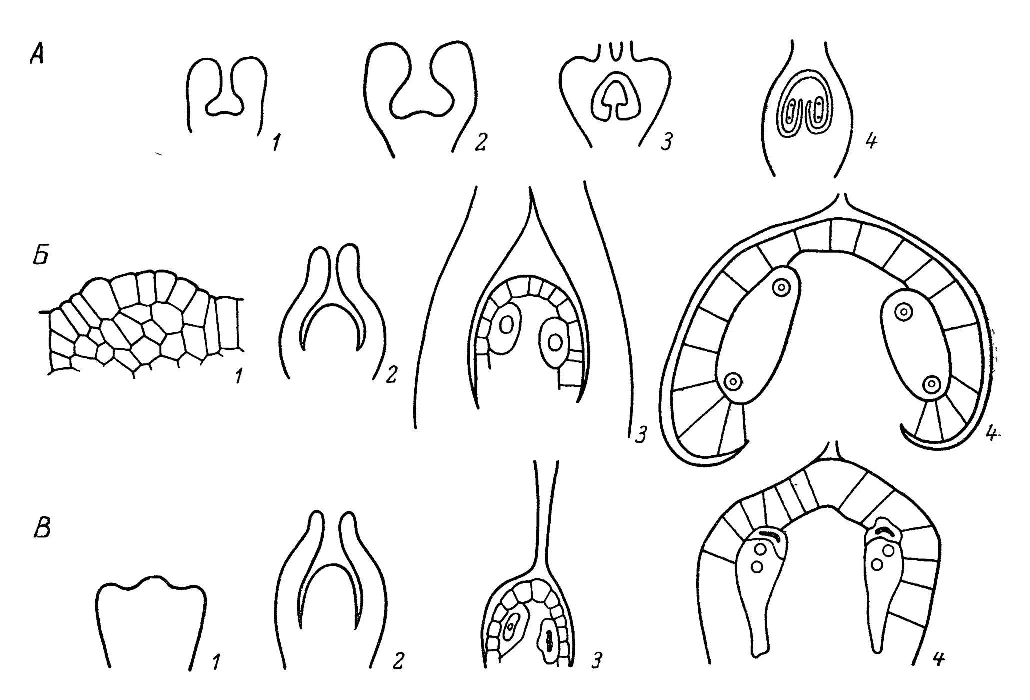


Рис. 48. Схема развития завязи, плаценты и семяпочек Helosis-типа (сем. *Balanophoraceae*).

А — *Lophophytum mirabile* (по: Fichler, 1869); *Б* — *Rhopalocnemis phalloides* (по: Lotsy, 1901); *В* — *Helosis cayenensis* (по: Fagerlind, 1938).

ставителей сем. *Balanophoraceae* характерны, по нашему мнению, два способа развития женских половых репродуктивных структур.

Тип Helosis. У изученных ранее представителей подсемейств *Mystropetaloideae*, *Dactylanthoideae*, *Sarcophytoideae*, *Helosidoideae*, *Lophophytoideae* между стерильными элементами соцветия (покровными чешуями) или у их основания возникают довольно массивные бугорки тканей, характер развития которых не оставляет сомнений в их «завязевой» природе (Eichler, 1869; Lotsy, 1901; Marloth, 1913; Fagerlind, 1938). К концу развития в полости завязи четко различимы «сосочек» (свободная центральная плацента) и стенки завязи (рис. 48). В апикальной зоне «сосочка» у *Sarcophyte* (Marloth, 1913) возникают три, а у *Helosis* (Fagerlind, 1938) две латерально расположенные археспориальные клетки, которые функционируют без отделения кроющих клеток. На плаценте у *Lathrophytum*, *Rhopalocnemis*, *Scybalium* (Eichler, 1869; Lotsy, 1901) развиваются более или менее дифференцированные беспокровные семяпочки. У *Lophophytum* (Eichler, 1869) дифференциация семяпочек происходит еще до возникновения археспория и очень сходно с тем, как развиваются плаценты и семяпочки у некоторых *Loranthaceae*.

Развитие биспорических зародышевых мешков в ткани сосочка *Helosidoideae* (Fagerlind, 1938, 1939) происходит подобно тому, как это имеет место у представителей сем. *Loranthaceae* — созревает только один зародышевый мешок. Лотси (Lotsy, 1901) и Умикер (Umiker, 1920; цит. по: Schnarf, 1927) отмечали для *Helosis*, *cayanensis* и *Ropalocnemis phalloides* редукцию халазальной области зародышевого мешка, но эти сведения нуждаются в подтверждении.

Тип Balanophora. Совершенно иначе происходит развитие женского полового генеративного органа и зародышевого мешка у *Balanophora*. Наше исследование (Терёхин, Яковлев, 1967) показывает, что у *Balanophora* на оси соцветия, между покровными чешуями, а иногда и на боковых поверхностях покровных чешуй вследствие активизации антиклинальных делений в эпидермисе возникают тканевые «протуберанцы». Верхняя субэпидермальная клетка такого выроста вскоре преобразуется в археспорий, который функционирует далее без отделения кроющей клетки (рис. 49, *Д*). Сопряженно с процессом специализации археспориальной клетки и в период ее мейоза происходит активное и характерное разрастание ткани, окружающей археспорий и макроспоры,и в результате этого процесса формируется пыльцеприемник (рыльце и столбик).

Наши наблюдения согласуются с данными некоторых других исследователей о том, что макроспорогенез у представителей рода *Balanophora* протекает обычным путем — с образованием Т-образной тетрады мегаспор (Ekambaram, Panje, 1935; Fagerlind, 1945a). В литературе отмечаются частые случаи нарушений мейоза (Treub, 1898; Lotsy, 1899; Kuwada, 1928; Zweifel, 1939), однако у изученной нами *Balanophora thwaithesii*, а также и у других видов *Balanophora* нарушений мейоза отмечено не было. Мы склонны думать, что представление о частых нарушениях мейоза у этих растений может быть связано с недостаточно полной серией картин исследуемого процесса. Фагерлинд (Fagerlind, 1945a), переисследовав спорогенез у *B. globosa* и *B. elongata*, показал, что мейоз у этих видов протекает обычным образом и до конца. В зародышевый мешок у *B. thwaitesii* развивается терминальная (точнее, одна из двух терминальных по положению) мегаспора (рис. 50, *1—3*).

Развитие зародышевого мешка *Balanophora* происходит весьма оригинально (рис. 50, *3—11*). Из области, примыкающей к дегенерирующим макроспорам, «отросток» зародышевого мешка, включающий одно из двух его ядер в окружении густой цитоплазмы, быстро разрастается вдоль боковой стенки зародышевого мешка в направлении апикальной области «цветка». Вскоре в разросшейся части зародышевого мешка формируется яйцевой аппарат. Деления апикальных и базальных ядер зародышевого

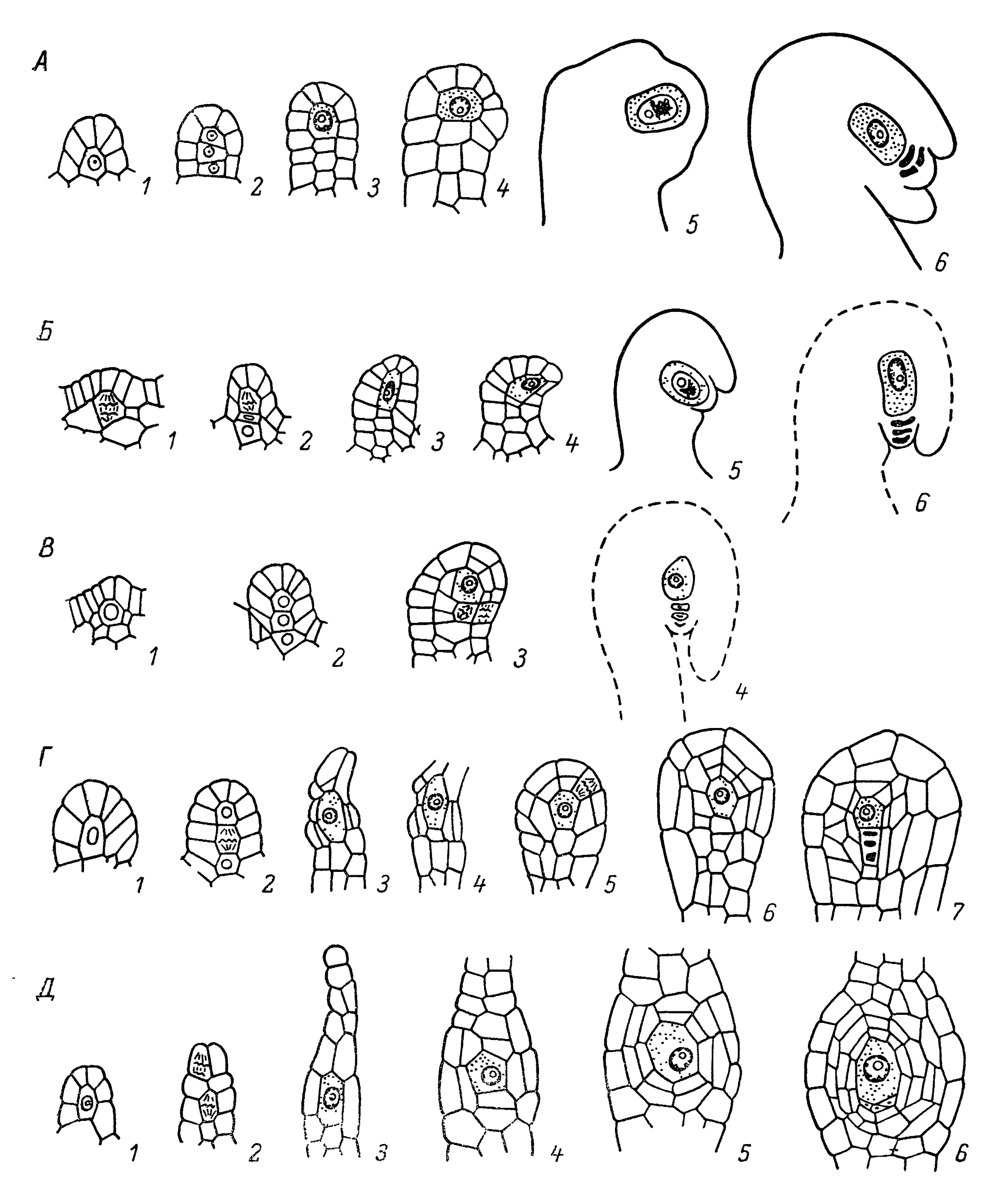


Рис. 49. Строение и развитие семяпочки, дифференциация археспория и спорогенез у некоторых паразитных растений (*А—Г*) и у Balanophora-типа развития «цветка» (*Д*).

А — *Neottia nidus-avis*; *Б* — *Aeginetia indica* (по: Juliano, 1935); *В* — *Voyria coerulea* (по: Oehler, 1927); *Г* — *Leiphaimos* sp. (*1, 2, 5—7* — по: Oehler, 1927; *3, 4* — по: Goebel, 1933); *Д* — *Balanophora* (*1, 2* — по: Lotsy, 1901; *3* — по: Fagerlind, 1938; *4—6* — *B. thwaitesii*).

мешка у *B. thwaitesii* часто происходят асинхронно. Ядра антиподальной области зародышевого мешка ко времени его созревания или несколько раньше теряют способность к делениям и иногда, по-видимому, сливаются. Антиподальные клетки не образуются (рис. 50, *8—11*). В период созревания зародышевого мешка происходит лизис оболочки, частично разделявший обе его части. Зрелый зародышевый мешок принимает овальную форму.

Таким образом, в течение развития зародышевого мешка *Balanophora* происходит инверсия его положения в «цветке». Весьма сходным образом протекает развитие зародышевого мешка у *Langsdorffia* (Fagerlind, 1945b),

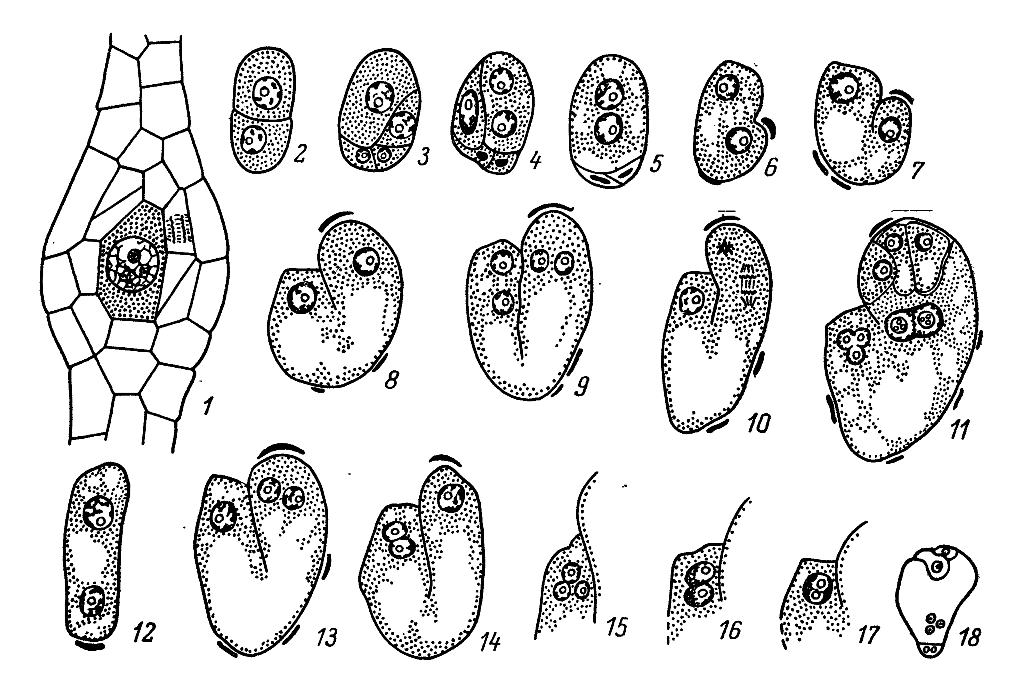


Рис. 50. Спорогенез и развитие зародышевого мешка *Balanophora thwaitesii* (сем. *Balanophoraceae*).

1—5 — спорогенез; *6—11* — нормальное развитие зародышевого мешка; *13—17* — вариации развития и строения базальной области и зрелого зародышевого мешка (ориг.); *18* — строение зрелого зародышевого мешка *B. cayenensis* (по: Fagerlind, 1938).

с тем, однако, различием, что здесь отросток зародышевого мешка, приводящий к инверсии его положения, возникает несколько позже, чем у *Balanophora*, примерно в середине боковой стенки первоначально образовавшейся части зародышевого мешка.

Зародышевые мешки *Balanophora* и *Langsdorffia* обнаруживают определенное сходство с Polygonum-типом развития, но обнаруживают и оригинальные черты в способе развития их антиподальной области.

Как мы уже отмечали ранее (Терёхин, Яковлев, 1967), имеются принципиальные различия в способах онтогенетического развития женских репродуктивных органов у *Balanophoroideae* и других представителей семейства. Если у большинства изученных представителей семейства, таких как *Lophophytum*, *Lathrophytum*, *Ombrophytum*, *Mystropetalon*, *Hachettea*, *Sarcophyte*, *Scybalium*, *Rhopalocnemis*, *Ditepalanthus*, *Helosis*, развитие репродуктивных органов идет в полном соответствии с тем, что мы наблюдали у других паразитных *Santalales* (*Santalaceae*, *Loranthaceae*), то у *Balanophora* и *Langsdorffia* развитие цветка на первых этапах онтогенеза в основных своих чертах соответствует способу развития тенуинуцеллятных семяпочек покрытосеменных (рис. 49).

Характер инверсии положения зародышевого мешка в цветке *Balanophora* (разрастание той его области, которая примыкает к дегенерирующим макроспорам) и встречающиеся аномалии в развитии зародышевого мешка определенно указывают на то, что цветок *Balanophora* имел в качестве филогенетически исходной формы скорее всего анатропный тип тенуинуцеллятной семяпочки покрытосеменных растений. В этом отношении весьма интересны *Leiphaimos* и *Cotylanthera* (паразитные *Gentinaceae*), у которых спорогенез и полярность зародышевых мешков сохранили черты анатропности, тогда как макроспорангий проявляет черты ортотропного развития (Oehler, 1927). Любопытно, что характер разрастания нуцеллуса, окружающего археспорий в семяпочках *Balanophora* и *Lei-*

phaimos, весьма напоминает характер формирования нуцеллярного колпачка или стенки мужского спорангия.

Мы видим, таким образом, в пределах пор. *Santalales* два основных направления эволюционного преобразования завязи. Первое из них начинается с редукции и элиминации семяпочки и плаценты и приводит к развитию Helosis-типа; плод здесь начинает в сущности выполнять функции семени. Другое направление — редукция и преобразование структур завязи и превращение семяпочки в «цветок»; семяпочка здесь выполняет основные функции цветка — восприятие пыльцы и обеспечение оплодотворения (Balanophora-тип).

У *Balanophora* эволюция гинециального комплекса носила сложный характер и, судя по результатам, была весьма длительной. Характерным процессом здесь была элиминация завязи (плода) и замещение ее функции структурами мегаспорангия и соцветия в целом. У *Balanophora* и *Langsdorffia* мы наблюдаем, как видно, вторичное становление биологической «голосемянности», имея в виду восприятие пыльцы непосредственно семяпочкой-«цветком» (Терёхин, Яковлев, 1967). Этот факт интересен тем, что обнаруживает возможность выхода структурной изменчивости в некоторых признаках за пределы класса. В пользу того, что подобные кардинальные преобразования в принципе возможны, свидетельствует и пример из другой паразитной группы — из сем. *Rafflesiaceae*, где у *Bdallophyton oxylepis* мы нашли явственную тенденцию к образованию единого женского полового комплекса в рамках соцветия за счет почти полного срастания гинециальных структур.

Мы склонны рассматривать дегенерационные явления в халазальной области зародышевого мешка *Balanophora* как результат значительной редукции семяпочек-«цветков», что связано, по-видимому, с акселерацией развития этих структур и замещением функции антиподальной ткани функцией халазальной камеры эндосперма. Этот вывод не является, вероятно, достаточно обоснованным, но он единственно возможный в настоящее время.

Исследование эволюции генеративных половых структур в пор. *Santalales* показало еще раз высокую ценность изучения явлений редукции. Сложные преобразования в строении половых структур у представителей пор. *Santalales* происходят на фоне широкого распространения редукционных процессов. Исследование этих процессов убеждает нас в том, что и здесь редукция идет в двух известных нам направлениях: общей и дифференциальной редукции. Редукция осуществляется постепенно, путем последовательной элиминации конечных стадий развития структуры (терминальная аббревиация).

Семейства *Rafflesiaceae* и *Hydnoraceae*. У некоторых Раффлезиевых и Хидноровых повышение семенной продуктивности осуществляется, как и у Заразиховых, посредством руминации плацентарной ткани (*Cytinus hypocistis*, *Hydnora africana*, *Rafflesia patma*), у *C. hypocistis* синкарпная в основании завязь преобразуется в верхней ее части в паракарпную. Руминация не единственный способ увеличения плацентарной поверхности. В роде *Apodanthes*, наряду с развитием плацентарных образований (*A. pringlei*), можно наблюдать и другого рода процесс, приводящий, очевидно, к тем же результатам — преобразованию всей внутренней поверхности стенки завязи в плацентарную ткань.

Плоды разных видов *Rafflesia* и *Hydnora* характеризуются оригинальным свойством — пульперизацией содержимого полости завязи. В пульпе повсюду содержатся мелкие семена с довольно прочными оболочками. Пульпа является клеющим веществом, посредством которого семена прикрепляются к конечностям проходящих животных. Интересно, что такого же рода приспособление, развившееся конвергентно, мы обнаружили у паразитного дальневосточного растения *Phacellanthus tubiflorus* (*Orobanchaceae*), чьи пульпированные плоды располагаются прямо на земле,

у кабаньих троп, и распространяются, прилипая к копытам проходящих животных. Этот небольшой пример еще раз подчеркивает могущественное влияние функциональных особенностей на структурную эволюцию.

Сведения о строении и развитии семяпочек и женского гаметофита в семействах *Rafflesiaceae* и *Hydnoraceae* очень скудны, вследствие чего мы лишены возможности обсудить особенности их эволюции.

В заключение можно отметить сходство в способах эволюционного преобразования завязей *Rafflesiaceae*, *Hydnoraceae* и *Orobanchaceae*.

Сем. *Lennoaceae*. Очень вероятно, что в этой группе паразитных растений увеличение плацентарной поверхности происходит посредством полимеризации гомологичных образований — увеличения числа составляющих завязь плодолистиков (и соответственно числа плацентарных образований). Можно видеть явное увеличение числа плацент в завязи *Lennoa madreporoides* при сравнении ее с завязью *Pholisma arenaria*.

Сем. *Cuscutaceae*. Анализ представителей этого семейства показывает, что эволюция в направлении паразитизма не всегда сопровождается значительными преобразованиями половых структур. Характер эволюции зародыша и эндосперма Повиликовых не вызывал редукции структур мегаспорангия.

Сем. *Pyrolaceae*. Исследования Хендерсон (Henderson, 1919) и Копленда (Copeland, 1941) показывают как будто определенные различия в строении завязи у разных представителей группы. Это, однако, не совсем так. Завязь всех *Pyrolaceae* устроена по единому принципу: синкарпная в основании и паракарпная в апикальной области. Различия состоят лишь в степени распространения в завязи паракарпного и синкарпного участков. Так, у *Schweinitzia* (*S. reinoldsiae*), у *Pityopus*, *Monotropsis*, *Pleuricospora*, *Hemitomes* (Copeland, 1941) завязь почти на всем протяжении имеет паракарпное строение и только в самом ее основании можно обнаружить более или менее явственные следы синкарпии. Напротив, у *Pyrola*, *Chimaphila*, *Orthilia*, *Moneses*, *Monotropa*, *Sacrodes*, *Allotropa*, *Pterospora* в меньшей степени, у *Hypopitys*, завязь почти на всем протяжении синкарпная и лишь в апикальной области становится паракарпной.

В отличие от Боушора (Boeshore, 1920) мы не нашли, что париетальность плацентации в сем. *Pyrolaceae* обнаруживает корреляцию с развитием паразитизма.

Все представители семейства имеют весьма выраженные плаценты, несущие большое количество семяпочек. У *Monotropa uniflora* мясистые плаценты являются к тому же довольно сочными и служат, по-видимому, пищей для каких-то напочвенных животных, о чем можно судить по частичному выеданию плодов.

Семяпочки у всех изученных видов тенуинуцеллятные, более или менее анатропные с одним интегументом, обычно состоящим из 2—3 клеток. Семяпочки лишены васкулярного пучка (Hofmeister, 1849; Peltrisot, 1904; Copeland, 1933, 1934, 1935, 1937, 1938, 1939, 1941; Palser, 1952; Терёхин, 1963а, и др.). Редукция семяпочек состоит как в уменьшении их биомассы и числа слоев интегумента от 4—10 у микотрофных *Ericaceae* (Palser, 1952) до 2—3 у паразитных *Pyrolaceae*, так и в утрате васкулярной ткани семяпочек, что весьма обычно для специализированных паразитных растений. Редукция мегаспорангия происходила, вероятно, постепенно путем элиминации последних стадий развития, о чем свидетельствует наличие сравнительно менее редуцированного интегумента у *Sarcodes sanguinea*, состоящего из 3—5-клеточных слоев (Copeland, 1933; Doyel, Goss, 1941).

Зародышевый мешок Polygonum-типа характерен для всех *Pyrolaceae* (Strasburger, 1880; Oliver, 1891; Samuelsson, 1913; Copeland, 1933, 1937; Doyel, Goss, 1941; Руденко, 1947, Bakshi, 1959; Терёхин, 1962в, 1962г, 1963а). Три антиподальные клетки формируются обычным образом и функционируют сравнительно долго.

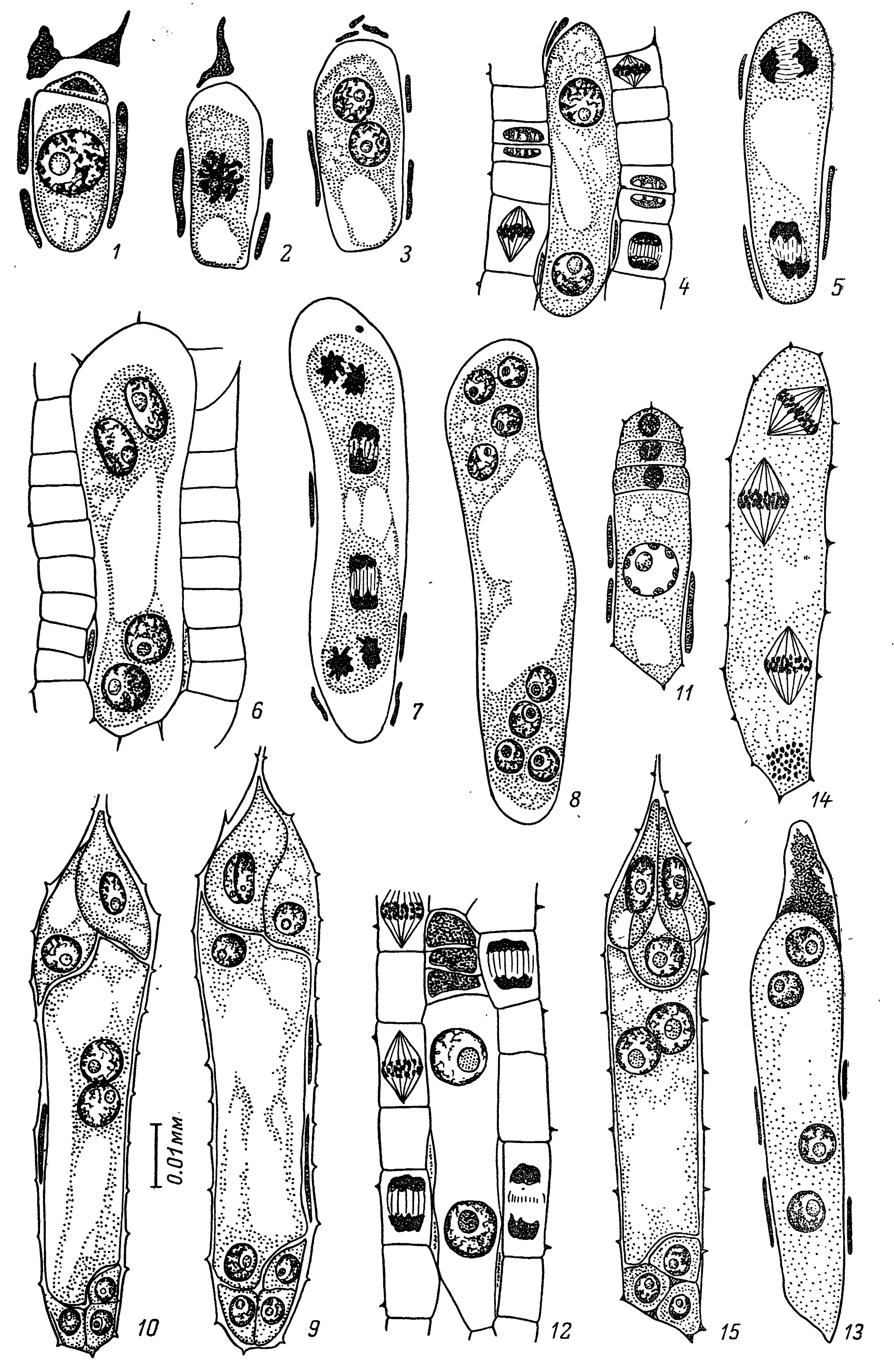


Рис. 51. Развитие и строение зародышевого мешка у некоторых представителей сем. *Pyrolaceae*.

1—10 — Orthilia secunda; 11—15 — Hypopitys monotropa.

Удивительно, что при столь высокой степени редукции мегаспорангия зародышевые мешки Вертляницевых не обнаруживают сколько-нибудь явных признаков деградации. Это можно объяснить, по-видимому, тем, что при сложившемся у Грушанковых типе морфогенетического развития семени корреляции между его отдельными структурами таковы, что не допускают редукции тех элементов (в частности, халазальных ядер зародышевого мешка), которые в значительной мере утратили свое морфогенетическое значение в других группах высокоспециализированных паразитов, таких как *Balanophoraceae* или *Orchidaceae* (рис. 51).

Увеличение плацентарной поверхности завязи и редукция мегаспорангия — основные черты эволюции женских половых репродуктивных структур Грушанковых.

Сем. *Gentianaceae*. У паразитных представителей семейства встречаются четыре способа увеличения плацентарной поверхности: 1) путем увеличения общей биомассы плаценты (*Cotylanthera tenuis*), 2) путем ветвления плацент (*Voyriella parviflora*), 3) посредством руминации плацент (*Bartonia virginica*) и 4) посредством распространения плацентарной ткани по всей поверхности стенки завязи (*Obolaria virginica*). Строение завязи у разных членов группы весьма различно, от вполне синкарпной у *Cotylanthera* (*C. tenuis*) через переходную форму у *Voyriella* (*V. parviflora*), у которой синкарпная в нижней своей половине завязь становится паракарпной в верхней ее части, до вполне паракарпной завязи у *Voyria* и *Leiphaimos*.

Наши наблюдения в отношении видов *Voyria* и *Leiphaimos* расходятся с данными Олера (Oehler, 1927). Действительно паракарпная завязь у *Voyria mexicana* обнаруживает своеобразный тип синкарпии у *V. araguensis*, *V. uniflora*, а также у *Leiphaimos aphylla*. Скорее всего это расхождение данных связано с ошибками в определении материала, но так или иначе, паракарпность строения завязи здесь не обнаруживает сцепления с паразитным существованием. По сведениям Олера (Oehler, 1927), семяпочки у *Voyria* и *Voyriella* образуют отчетливый интегумент, тогда как у *Cotylanthera* и *Leiphaimos* — семяпочки без интегумента. Кроме того, семяпочки у *Voyria* анатропные, у *Voyriella* — ортотропные; у *Leiphaimos* и *Cotylanthera* семяпочки морфологически ортотропные, анатомически же — анатропные. Помимо *Voyriella*, в семяпочках всех изученных видов наблюдалось отделение археспорием кроющих клеток. Данные по развитию мегаспорангиев недостаточно полны, однако очевидно, что в группе происходят значительные преобразования мегаспорангия, включающие утрату интегументов, инверсию развития зародышевого мешка, образование стенки мегаспорангия из кроющих клеток. Все эти признаки можно рассматривать как переходные к тому состоянию, которое мы наблюдаем у *Balanophora* (Терёхин, Яковлев, 1967).

Зародышевый мешок у всех изученных видов Polygonum-типа, без явных признаков редукции.

Сем. *Burmanniaceae* и *Thismiaceae*. Для первого семейства, равным образом характерны паракарпный (*Dictiostegia*, *Apteria*, *Gymnosiphon*) и синкарпный (*Burmannia*) типы строения завязи. Предположение Боушора (Boeshore, 1920) о сцеплении признака паракарпности с усилением паразитизма, в частности с утратой хлорофилла, не подтвердилось и у этой группы паразитных растений. Разные виды обнаруживают разные способы увеличения плацентарной поверхности. У *Gymnosiphon suaveolens*, *Dictiostegia orobanchoides*, *Thismia javanica*, *Burmannia bicolor* и *B. capitata* можно видеть нарастание биомассы плацент и начало их руминации; у *B. disticha* и *B. coelestis* может быть отмечено типичное ветвление плацент; у *Apteria setaceae* — распространение плацентарной ткани по поверхности стенки завязи. Семяпочки *Burmanniaceae* в сильной степени тенуинуцеллятные, без васкулярных пучков, со слабо развитыми интегументами.

Зародышевый мешок у представителей семейств Polygonum-типа, обычно с тремя отчетливыми антиподальными клетками (Johow, 1885; Meyer, 1909; Ernst, 1909; Ernst, Bernard, 1912). У *Burmannia tuberosa* были обнаружены на месте антиподальных клеток три свободных ядра (Bernard, Ernst, 1914). Пфейфер (Pfeiffer, 1918) изобразил на одном из рисунков зародышевого мешка *Thismia americana* три свободных антиподальных ядра. В настоящее время не представляется возможным прийти к определенным выводам о редукции у Бурманиевых женского гаметофита.

В целом по семейству можно отметить две основных тенденции в морфологической эволюции репродуктивных половых структур, характерные и для других паразитов: увеличение плацентарной поверхности завязи и редукцию мегаспорангия.

Сем. *Orchidaceae* (включая *Apostasioideae*). Большинство видов сем. Орхидных имеют характерную трехплодолистиковую паракарпную завязь. Однако у всех членов подсем. *Apostasioideae* и отдельных видов из *Cypripedioideae* (*Diandrae*) и *Orchidoideae* (*Monandrae*) завязь синкарпная, трехгнездная. А. Л. Тахтаджян (1966) считает синкарпию Орхидных вторичным эволюционным явлением, следствием слияния интрузивных плацент. Однако весьма слабая выраженность центральных плацент у *Selenipedium vittatum*, *Cyrtopodium cristatum* и *Glomera montana* не поддерживает эту точку зрения.

Каждый из двух типов организации завязи у Орхидных характеризуется определенным разнообразием форм, обусловленным различиями в строении плацент. В любой из этих форм степень выраженности плацент может быть различной. В эволюционных изменениях строения завязи Орхидных не удается выявить четкие корреляции с усовершенствованием специализации к паразитному существованию. Тем не менее полезно, по-видимому, рассмотреть эти явления подробнее в границах каждой из форм.

Первая форма представлена многими видами. Эта серия видов характеризуется разрастанием и неорганизованной руминацией плацент. Наиболее выраженные плаценты этого типа мы находим у *Herminium alpinum* и *Didymoplexis pallens*.

Вторая форма плацентации Орхидных встречается у *Disa patens*, *Aphyllorchis montana*. Эта форма характеризуется неупорядоченным, но сильно выраженным ветвлением плацентарной ткани.

Третья и четвертая формы имеют на поперечных срезах характерное двухлучевое ветвление плаценты; ветви отходят от общего плацентарного зачатка. При этом у представителей третьей формы ветви направлены внутрь завязи, более или менее к ее центру (типичные примеры: *Cephalanthera alba*, *Ophrys tenthredinifera*, *Cynorchis fastigiata*, *Epipactis atrorubens*, *Orchis mascula*; у *Corallorhiza maculata* развиваются еще и ветви второго порядка).

У представителей четвертой формы ветви направлены в стороны, вдоль стенки полости завязи (типичные примеры: *Coeloglossum virida*, *Pogonia ophyoglossoides*, *Habenaria blefariglottis*, *Epipogium aphyllum*, *E. roseum*, *Diplomeris pulchella*, *Cymbidium macrorihizon*).

Пятая форма характеризуется двухлучевыми плацентами, лучи которых (на поперечных срезах завязи) направлены в полость завязи, но в отличие от двух предыдущих групп каждая пара лучей имеет слабо выраженную общую плацентарную основу (типичные примеры: *Oberonia glandulosa*, *Brassia bidens*, *Prasophyllum patens*, *Limodorum tuberosum*, *Calopogon pulchellus*, *Herminium monorchis*).

Наконец, шестая форма представлена весьма слабо выраженными двухлучевыми плацентами, не имеющими (у каждой пары) видимой общей основы (*Cymbidium giganteum*, *Calanthe* sp., *Oktomeria crassilabia*).

Отсутствие четких корреляций между степенью выраженности плаценты и степенью паразитизма обусловлено, по-видимому, тем, что такие

корреляции стираются у представителей сем. Орхидных весьма значительным во многих случаях различием в размерах завязи.

Эволюция мегаспорангия в сем. Орхидных характеризуется общей редукцией его биомассы, утратой васкулярной ткани, замещенной рядами «таблитчатых» клеток и сохранением редуцированных интегументов. В целом в семействе корреляция между степенью паразитизма и редукцией мегаспорангия довольно отчетлива. Виды с менее специализированными зародышами (*Bletilla*, *Thunia* и др.) имеют, как правило, более массивные семяпочки. У видов, продвинутых в направлении паразитизма (*Neottia*, *Corallorhiza*, *Epipogium* и др.), семяпочки в общем более тенуинуцеллятные.

У многих видов Орхидных наблюдается редукция халазальной области зародышевого мешка. Свами (Swamy, 1949) пришел к выводу, что у Орхидных наиболее стабильным и широко распространенным является шестиядерное состояние зародышевого мешка. В этом случае халазальная область сформированного женского гаметофита содержит два свободных ядра. Наиболее вероятная дальнейшая судьба этих ядер — дегенерация в процессе оплодотворения или вскоре после его завершения. Сведения о возможности функционирования одного из двух халазальных ядер в качестве нижнего полярного ядра, что указывалось для *Cypripedium calceolus*, *Orchis morio*, *Eulophia epidendrum* (Afzelius, 1916; Swamy, 1943a, 1949; Савина, 1965а), нуждаются в подтверждении. В некоторых случаях первичное халазальное ядро зародышевого мешка не делится; зародышевый мешок остается пятиядерным. Данные об образовании пятиядерного состояния зародышевого мешка вследствие слияния двух халазальных ядер сомнительны и пока не получили достаточного подтверждения. Довольно часто у Орхидных развивается типичный зародышевый мешок Polygonum-типа, однако три антиподальных ядра в некоторых случаях могут оставаться свободными, и тогда они рано дегенерируют (Hagerup, 1945, и др.).

Мы уже отмечали в предыдущей главе, что первые признаки редуцированного состояния халазальной области женского гаметофита проявляются в развитии зародышевого мешка довольно рано, на двух-четырехклеточной его стадии.

Несмотря на вариабельность редукции зародышевого мешка у некоторых видов, для большинства Орхидных тем не менее то или другое редуцированное состояние зародышевого мешка является достаточно стабильным.

АНДРОЦЕЙ

Поскольку паразитизм оказывает заметное влияние на структуры гинецея и семени, мы первоначально предполагали, что это влияние может быть прослежено и в структурах андроцея. Однако проведенные в этом направлении исследования (Терёхин, 1962б, 1965; Никитичева, 1968) показали, что структуры андроцея обнаруживают довольно отчетливые корреляции в некоторых случаях с экологическими аспектами опыления и не обнаруживают сколько-нибудь уловимых взаимосвязей с теми или иными аспектами паразитизма. Такая, например, особенность пыльцевых комплексов Грушанковых, как степень связанности зрелых пыльцевых зерен между собой, обнаружила очевидные корреляции с различием способов опыления, но корреляций этих структур со степенью или способами паразитизма обнаружено не было (Терёхин, 1962б, 1965).

Боушор (Boeshore, 1920) предпринял попытку доказать, что морфологическое сходство пыльников паразитных *Scrophulariaceae* и *Orobanchaceae* наряду с другими морфологическими признаками связано с общностью их паразитного образа жизни. Гейтс и Леттер (Gates, Latter, 1927) высказывали предположение, что некоторые особенности тапетума *Lathraea* (*Scrophulariaceae*) обусловлены паразитным существованием этих растений. Исследования З. И. Никитичевой (1968) показали, однако, что форма пыль-

ника и некоторые его особенности в сем. *Scrophulariaceae* и *Orobanchaceae* (в частности, структура эндотеция) связаны со способами вскрывания пыльников, а эти последние обнаруживают непосредственную связь с тем или иным способом опыления. Через механизм вскрывания пыльников можно проследить отчетливые корреляции между особенностями опыления и анатомическими структурами зрелых пыльников. Корреляции между структурами андроцея и степенью или формой паразитизма не обнаружены.

Исследование строения и эволюции структур андроцея в сем. *Balanophoraceae* (Терёхин, Яковлев, 1967) также не выявило корреляции между особенностями строения андроцея и особенностями паразитного образа жизни.

ВЫВОДЫ

Влияние паразитного образа жизни сказывается на преобразованиях плацентарных тканей, изменениях мегаспорангиев, а в некоторых случаях в опосредованном виде также и на эволюции женского гаметофита (зародышевого мешка).

В эволюции зародышевого мешка паразитных покрытосеменных имеют место явления дифференциальной редукции халазальной области женского гаметофита. Представляется возможным связать дифференциальную редукцию халазальной области женского гаметофита у паразитных растений с общей редукцией биомассы их мегаспорангиев.

Направления происходящих изменений под влиянием паразитного образа жизни весьма различны. Если для мегаспорангия, так же как для зародышей, характерны явления общей и дифференциальной редукции, а для женского гаметофита — дифференциальной редукции халазальной области, то для плацентарных структур завязи наиболее обычны противоположно направленные изменения (в частности, увеличение плацентарной поверхности за счет увеличения биомассы и усиления дифференциации плацентарных структур).

Несмотря на различия форм и направлений эволюционных морфогенетических преобразований плацентарных структур, мегаспорангия и женского гаметофита, все эти преобразования осуществляются путем последовательных терминальных преобразований. В случае редукции мы имеем дело с модусом терминальной аббревиации, в случае амплификации — с модусом терминальной пролонгации.

Глава VI

О НЕКОТОРЫХ ОБЩИХ ЗАКОНОМЕРНОСТЯХ ЭВОЛЮЦИОННЫХ ПРЕОБРАЗОВАНИЙ ОНТОГЕНЕЗА ПОКРЫТОСЕМЕННЫХ РАСТЕНИЙ-ПАРАЗИТОВ

Изложенный в предшествующих главах материал дает возможность обсудить такие вопросы эволюции паразитных цветковых, как вопрос об основных направлениях, формах и способах редукции эмбриональных и репродуктивных половых структур, проблему метаморфоза в онтогенезе паразитных цветковых и вопрос о соотношении явлений редукции, метаморфоза и неотении.

ОСНОВНЫЕ НАПРАВЛЕНИЯ, ФОРМЫ И СПОСОБЫ СТРУКТУРНОЙ РЕДУКЦИИ

Изучение явлений редукции занимает особое место в биологических исследованиях. А. Н. Северцов (1949, стр. 25) подчеркивал значение таких исследований, отмечая, что «когда сравнительному анатому приходится исследовать рудиментарный орган какой-либо ныне живущей формы, например рудиментарные задние конечности кита или змеи, то он может смело принять, что именно у прямых предков этой формы эти конечности находились во вполне развитом и функционировавшем состоянии».

Напомним еще раз, что процесс редукции мы рассматриваем как процесс постепенной утраты в ряду поколений признаков и свойств, имевшихся у предков (Терёхин, 1968а). По мнению Праута (Prout, 1964), проблема структурной редукции является специальным случаем более общей проблемы неадаптивных (или, точнее, переставших быть адаптивными) эволюирующих структур.

Проблема редуцированных, «остаточных» структур обсуждается в биологической литературе давно и главным образом в связи с проблемой их адаптивного значения (Дарвин, 1907; Weismann, 1887, 1918; Mehnert, 1897, 1898; Peter, 1910; Plate, 1913; Северцов, 1925, 1930, 1931а, 1931в, 1949; Левитский, 1924—1925; Haldane, 1933; Кольцов, 1934; Матвеев, 1935, 1937; Шмальгаузен, 1939, 1942, 1969; Lattin, 1939; Федотов, 1940, 1955; Steiner, Anders, 1946; Тахтаджян, 1948, 1954, 1964; Carter, 1951; Dobzhansky, 1951; Rensch, 1960; van Valen, 1960; Emerson, 1961; Имс, 1964; Prout, 1964, и др.).

Весьма существенным для выяснения значения проблемы является правильное представление о распространении явлений редукции. По мнению А. Н. Северцова (1949), редукции представлены во всех разделах животного мира. То же самое можно утверждать в сущности и о мире растительном. Это означает прежде всего, что редукции не являются специфическими для отдельных групп организмов (например, для паразитных организ-

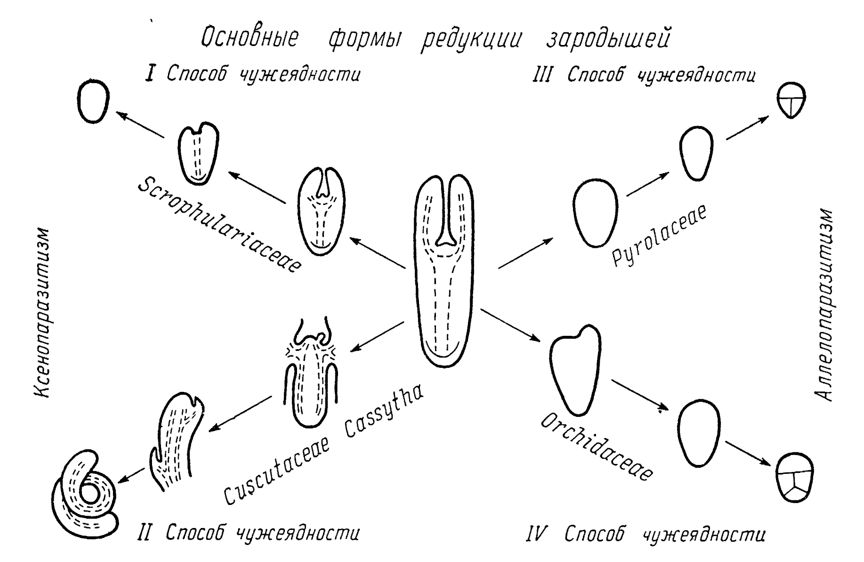


Рис. 52. Четырем способам чужеядности цветковых растений соответствуют четыре формы редукции зародышей.

мов), но выполняют, по-видимому, вполне определенную и более широкую роль «санитаров» эволюции, устраняя бесполезные свойства и структуры.

Рассмотрим некоторые аспекты структурной редукции паразитных цветковых растений. Проведенное нами исследование редукции эмбриональных, эндоспермальных и репродуктивных половых структур паразитных покрытосеменных позволило выявить два основных направления структурной редукции: общую и дифференциальную. Эти два направления редукции могут осуществляться либо в разное время в отношении одной и той же структуры, либо в одно и то же время в отношении разных структур одного структурного комплекса, либо, наконец, в одно и то же время в отношении одной и той же структуры; последний случай встречается наиболее часто. Так, в эволюции зародышей паразитных представителей сем. Норичниковых на первых стадиях эволюционного приспособления растений к паразитному существованию мы обнаруживаем лишь общее уменьшение биомассы зародышей, а на следующих стадиях — то же прогрессирующее уменьшение биомассы зародыша и наряду с этим избирательную элиминацию некоторых эмбриональных структур. Для Повиликовых более характерен процесс избирательной (дифференциальной) редукции зародышей. Напротив, в эволюции эндосперма (*Orobanchaceae*, *Pyrolaceae* и др.) мы видим лишь процесс общей его редукции.

Сопряженное изучение образа жизни и структурной эволюции паразитных покрытосеменных показывает, что четырем выделенным нами формам ксено- и аллелопаразитизма соответствуют четыре формы эволюционной редукции эмбриональных структур (рис. 52). Например, первой форме паразитизма свойствен свой особый «рисунок» редукционных процессов: полная элиминация семядолей и эпикотиля и частичная редукция радикулы, при сохранении морфогенетического потенциала развития в базальной области зародыша (проэмбрио). Эта форма редукции встречается у зародышей представителей семейств *Scrophulariaceae*, *Orobanchaceae*, *Lennoaceae*, *Cynomoriaceae*, *Balanophoraceae*, *Loranthaceae*, *Rafflesiaceae*, *Hydnoraceae*, *Misodendraceae*.

Для второй формы паразитизма характерна полная элиминация радикулы и семядолей при сохранении морфогенетического потенциала дальнейшего развития в структурах эпикотиля (*Cuscutaceae*). Форма редукции зародышей у растений с третьей формой паразитизма в сущности повторяет черты редукции зародышей у растений с первым способом ксенопарази-

тизма, что объясняется сходством первых этапов активности протосом (*Pyrolaceae*, *Burmanniaceae*, *Gentianaceae*).

Форма редукции зародышей у растений с четвертой формой паразитизма характеризуется элиминацией радикулы при сохранении морфогенетического потенциала в эпикотиле и неполной редукции семядолей (*Orchidaceae*).

Таким образом, формы эмбриональной редукции оказываются тесно взаимосвязанными со способами перехода паразитных растений к чужеядности и определяются соотношением процессов дифференциальной и общей редукции.

Напомним, что уже в начале прошлого века Петер (Peter, 1910) подчеркивал необходимость изучения биологического и функционального значения редуцированных структур. По мнению Плате (Plate, 1913), рудиментация самым тесным образом связана с образом жизни. Особенно полно развил учение об адаптивном значении рудиментарных органов А. Н. Северцов (1949), по мнению которого орган начинает атрофироваться только в том случае, когда животное переходит в новую среду, в результате чего редуцирующийся орган становится для него ненужным, или когда функция одного органа замещается функцией другого органа. А. А. Машковцев (1935) экспериментально подтвердил идеи А. Н. Северцова о роли выпадения функции в редукции структуры. Роль функции в явлениях структурной редукции подчеркивали также Эгерс (Eggers, 1939) и Ремане (Remane, 1952).

Значение выпадения функции как основного фактора, вызывающего редукцию, признается и ботаниками. Г. А. Левитский (1924—1925) указывал, что сильное варьирование рудиментарного пестика спаржи естественнее всего объясняется утратой им функционального значения, вследствие чего орган выходит из-под контроля естественного отбора, поддерживающего на должной высоте лишь функционирующие структуры. Праут (Prout, 1964) отметил, что кажущиеся неадаптивными редукционные изменения на самом деле адаптивны, поскольку существование утратившей свою функцию структуры, несомненно, вредно для организмов. Н. К. Кольцов (1934) на ряде конкретных примеров показал роль функции не только в процессах редукции, но и в явлениях сохранения редуцированных структур. По его мнению, у предков позвоночных еще до того, как жаберные щели и хорда стали выполнять свои функции органов дыхания и опоры, они были организаторами, играющими роль в детерминации зародыша. После того как хорда потеряла свою роль как органа опоры, а жаберные щели утратили дыхательную функцию, они всё же остаются в онтогенезе редуцированными, так как продолжают оставаться организаторами развития.

Против функционального объяснения явлений редукции выступили некоторые исследователи, изучающие пещерных обитателей. Редукция некоторых структур, по их мнению, есть результат случайного мутирования, приводящего к преадаптации форм, переходящих к обитанию в пещерах (Kosswig, 1937, Lattin, 1939, и др.).

Наиболее подробно проблему основных направлений и форм редукции рассмотрел А. Н. Северцов (1931а, 1935б, 1949). Он различал два основных типа редукционных изменений: редукцию путем рудиментации и редукции путем афанизии. При рудиментации: 1) эмбриональный зачаток дегенерирующего органа уменьшается в размерах начиная с самых ранних стадий развития; 2) строение дегенерирующего органа постепенно упрощается в течение следующих друг за другом поколений из-за отсутствия образования конечных стадий развития частей данного органа; 3) последовательность в выпадении частей органа при филогенетической рудиментации соответствует обратной последовательности развития этих частей в нередуцирующихся органах; 4) редуцирующийся орган бесполезен животному во все периоды жизни животного (Северцов, 1949, стр. 475, 507).

При афанизии: 1) эмбриональный зачаток дегенерирующего органа закладывается неуменьшенным, и его эмбриональное развитие вплоть до известной стадии протекает совершенно нормально; 2) начиная с известных стадий развития дегенерирующий эмбриональный орган начинает уменьшаться в размерах и в течение короткого времени редуцируется целиком, так что у взрослого животного от него не остается никаких рудиментов; 3) редуцирующийся орган полезен животному либо в течение эмбрионального периода, либо в период молодости (Северцов, 1949, стр. 475). При этом типе редукции орган постепенно исчезает путем отрицательной анаболии или отрицательной девиации (Северцов, 1949).

Весьма интересно, что А. Н. Северцов (1949) в пределах предложенного им типа редукции путем рудиментации различал два основных модуса морфологических преобразований, на которых базируется эта форма редукции. Он различал здесь, во-первых, уменьшение размеров структуры (органа) вследствие явлений отрицательного архаллаксиса через уменьшение первых зачатков и, во-вторых, упрощение строения редуцирующегося органа, которое достигается путем отрицательного архаллаксиса через выпадение первых зачатков.

Наши исследования подтверждают представления А. Н. Северцова о существовании двух направлений редукции (на уменьшение и на упрощение структуры), совершающихся в результате процессов, названных А. Н. Северцовым рудиментацией. Думается, что выделенная Штейнером и Андерсом (Steiner, Anders, 1946) «адаптивная редукция» есть в сущности не что иное, как дифференциальная редукция в нашем понимании. Однако мы не можем присоединиться к представлениям А. Н. Северцова, по мнению которого оба основных направления структурной редукции осуществляются различными способами морфогенетических преобразований в зависимости от того, уменьшается или упрощается редуцирующаяся структура. Весь имеющийся в нашем распоряжении материал показывает, что процессы редукции независимо от их направления или формы осуществляются всегда путем последовательной элиминации конечных этапов развития редуцирующейся структуры (способом последовательной терминальной аббревиации). Именно таким способом происходит редукция зародышей Норичниковых и Заразиховых, редукция эндосперма Грушанковых, редукция семяпочек и плаценты Ремнецветниковых и т. д.

Явлений, обозначенных А. Н. Северцовым отрицательным архаллаксисом через уменьшение или выпадение зачатков, в наших исследованиях отмечено не было. Первые этапы развития редуцирующейся структуры оказывались всегда идентичными первым этапам развития этой же структуры у менее редуцированных организмов.

В особую категорию процессов редукции А. Н. Северцовым (1949) выделены явления афанизии. Мы не можем согласиться с включением явлений афанизии в понятие эволюционной редукции. Между этими процессами имеются очевидные и принципиальные различия. Во-первых, при афанизии (в отличие от редукции) нет процесса постепенной утраты признака в ряду поколений. Для явлений афанизии (или иначе аннигиляции) свойственно как раз сохранение в ряду поколений аннигилирующей в онтогенезе структуры. Во-вторых, собственно процесс афанизии, процесс деструкции циклически повторяется от начала и до конца в онтогенезе организмов каждого нового поколения. Примеры аннигиляций широко представлены в индивидуальном развитии цветковых, в частности паразитных цветковых растений. Таковы, например, деструкция нуцеллярной ткани семяпочек, деструкция трех из четырех макроспор, явления деструкции гаусториальных структур.

По нашему мнению, явления, названные А. Н. Северцовым афанизией (аннигиляцией), — это особая категория эволюционных преобразований. Они требуют специального изучения для выяснения роли и значения процессов аннигиляции в онтогенезе и эволюции. Следует при этом особо отме-

тить, что процессы аннигиляции происходят особенно активно и широко представлены в явлениях метаморфоза.

Как уже отмечалось, мы различаем в явлениях структурной редукции паразитных цветковых три уровня: редукцию цитогенную, редукцию гистогенную и редукцию органогенную (Терёхин, 1968а). Процессы редукции всегда проявляются впервые на цитогенном уровне и означают уменьшение числа составляющих редуцирующуюся структуру клеток или клеточных слоев при идентичности всех предыдущих этапов развития. Такова, например, общая редукция зародышей слабоспециализированных паразитных Норичниковых, редукция эндосперма у Норичниковых, Заразиховых, Грушанковых и др. Углубление процессов цитогенной редукции приводит к элиминации тканей (гистогенная редукция), а затем и целых органов (органогенная редукция). Процессы гистогенной и органогенной редукции различаются своей направленностью (дифференциальная редукция), что ведет к обособлению той или иной формы редукционных процессов.

При редукции происходит как бы постепенное эволюционное недоразвитие структуры, усугубляющееся в процессе эволюции в определенном направлении под воздействием одного и того же действующего комплекса экзогенных факторов.

В отношении явлений упрощения редуцирующихся структур А. Н. Северцов (1949) также совершенно справедливо утверждал, что строение редуцирующегося органа постепенно упрощается в течение следующих друг за другом поколений из-за отсутствия образования конечных стадий развития частей данного органа. Таким образом, последовательность в выпадении частей органа при филогенетической рудиментации соответствует обратной последовательности развития этих частей в нередуцирующихся органах. Эти наблюдения очень хорошо согласуются с основными положениями «закона К. Бэра», и наш материал подтверждает их вполне. Не ясно в этой связи, почему А. Н. Северцов отступил от своих взглядов при обсуждении явлений редукции, направленных на уменьшение размеров структуры.

Различия существующих в литературе мнений о механизмах редукции могут быть сведены к следующим основным моментам:

1) редукция может быть результатом прямого отбора (Rensch, 1960; Prout, 1964, и др.);

2) редукция может быть обусловлена направленным давлением мутагенеза (Brace, 1963) и приводить к преадаптационным изменениям (Kosswig, 1937; Vandel, 1938; Lattin, 1939, и др.);

3) редукция может явиться результатом негативного аллометрического роста (Rensch, 1960, и др.);

4) редукция может происходить вследствие нарушения корреляции в функциях и структурах в течение онтогенеза, происшедших в результате генотипических нарушений (Шмальгаузен, 1942; Крушинский, 1939; Федотов, 1940, и др.);

5) редукция может быть вызвана конкурентными отношениями структур в организме (Weismann, 1887; Plate, 1913; Матвеев, 1935—1937; Rensch, 1960, и др.).

По мнению Праута (Prout, 1964), многие явления структурной редукции являются результатом прямого отбора, что объясняется тем фактом, что структура, утратившая свое адаптивное значение, является для организма лишней и с этой точки зрения вредной. Брейс (Brace, 1963) исходит из предположения, что спонтанный мутагенез достаточен для того, чтобы вызвать редукцию, поскольку большинство мутаций или многие из них действуют в направлении редукции.

В представлении Коссвига (Kosswig, 1937) и Латтина (Lattin, 1939) к жизни в пещерах перешли те животные, которые были преадаптированы к пещерной жизни еще в «наземных» условиях (животные, жившие во влажности и темноте). Вандель (Vandel, 1938) считал, что слепые формы и альби-

носы, появившиеся на земле, внедряются в пещеры вследствие изменения тропизмов. Нельзя забывать, однако, что условия темноты и влажности на земле — это в сущности условия пещер и приспособление к ним аналогично непосредственному приспособлению к пещерным условиям. Поэтому правильнее говорить здесь именно о приспособлении к темноте и влажности как основном условии пещерного обитания. В этом случае концепция преадаптации утрачивает смысл.

Ренш (Rensch, 1960), не отрицая роли прямого отбора, придал большое значение в явлениях редукции процессам негативной аллометрии и компенсаторным процессам в морфогенезе. По его представлениям, в основе морфогенетического осуществления редукции в онтогенезе находятся процессы негативно-аллометрического роста. Примеры такого рода дает изучение развития конечностей у ящериц. Согласно Шустеру (Schuster, 1950), конечности ящериц растут с негативной аллометрией по отношению к туловищу, т. е. конечности становятся относительно короче с увеличением размеров тела. Предполагается, что этот процесс может привести к такому положению, когда конечности не будут иметь достаточную длину, чтобы осуществлять локомоцию. В этом случае локомоция будет осуществляться главным образом серпантинными движениями тела, и тогда конечности станут совершенно бесполезными. Имеются, по мнению Ренша (Rensch, 1960), многочисленные виды ящериц, демонстрирующие последовательность этого процесса редукции. Заметим, что Ренш ничего не говорит здесь об образе жизни и местообитаниях ящериц, когда и вполне развитые конечности (например, в условиях сыпучего песчаного грунта) не в состоянии осуществлять обычное хождение и ползание является здесь более подходящим способом передвижений. Кажется более вероятным, что именно новый способ локомоции был ответствен за направление отбора в сторону редукции конечностей у ящериц; установление же негативно-аллометрического роста конечностей у них есть следствие, а не причина редукции.

Ренш (Rensch, 1960) приводит много примеров, показывающих, что у рептилий и китов дистальные части конечностей, т. е. фаланги, были редуцированы в первую очередь. Эти закономерности были известны еще Фюрбрингеру (Fürbringer, 1870). Сходным образом редуцируются и дистальные части крыльев у насекомых.

Наряду с явлениями негативной аллометрии Ренш (Rensch, 1960) рассматривает в качестве морфогенетического механизма редукции и явления заимствования материала. Этот последний процесс объясняет, по мнению Ренша, длительное существование рудиментов в эволюции. Зачаточные органы существуют потому, что тенденция к их развитию сохраняется в ряду поколений, а замедление и прекращение их развития начинается в онтогенезе уже после их заложения, когда пластические материалы начинают расходоваться на другие структуры. Здесь Ренш развивает идеи, высказанные еще Вейсманом (Weismann, 1887) и Плате (Plate, 1913).

Рассмотрим в этой связи несколько подробнее взгляды И. И. Шмальгаузена (1939, 1942) и Л. В. Крушинского (1939).

И. И. Шмальгаузен (1939, 1942) считает, что явления редукции обусловливаются выпадением координаций сначала биологических (вследствие потери их значения в борьбе за существование), а затем и динамических. Этот процесс сопровождается расшатыванием системы морфогенетических и эргонтических корреляций, определяющих онтогенетическое развитие органов и их закономерные соотношения, что и приводит к редукции. «Редукция органов взрослого животного, — считает И. И. Шмальгаузен (1939, стр. 157), — есть результат разрушений всей системы связей этих органов, сначала связей с внешней средой, а затем и взаимозависимости в филогенетическом и онтогенетическом развитии».

Л. В. Крушинский (1939) подчеркивает решающее значение для редукции нарушения соотношений нормального развития и считает, что при уничтожении в филогенезе потерявшего значение органа исчезает соб-

ственно не весь определяющий его генотип, а происходит лишь нарушение нормальных условий реализации генотипа. По мнению Л. В. Крушинского, явление автоматического сохранения ранних стадий развития обусловливает большую вероятность того, что эта редукция начинается с поздних этапов развития органа. При мутации признак будет развиваться сходно с материнским признаком до стадии, на которой реализуется мутационное изменение, и здесь отношение между развитием нормального и мутационно изменившегося признака будет сходно с отношениями между признаками предка и потомка.

Интересные взгляды на проблему эволюционной редукции высказал И. Д. Романов (1944) в фундаментальной работе, посвященной изучению зародышевого мешка покрытосеменных. По его мнению, мы имеем дело с эволюционной редукцией только в тех случаях, когда упрощение структуры заканчивается ее исчезновением, происходящим вследствие утраты ею своей основной функции. Процесс упрощения зародышевых мешков И. Д. Романов предлагает называть термином «гипоморфоз», предложенным И. И. Шмальгаузеном (1940) для обозначения одной из форм катаморфоза. Предполагается, что при явлениях гипоморфоза (в отличие от редукции) главная функция не утрачивается и структура не переходит в нефункционирующее рудиментарное состояние.

И. Д. Романов (1944) сближает явление гипоморфоза гаметофита покрытосеменных с явлениями неотении у животных, имея в виду, что и в том и в другом случае момент созревания структур сдвигается на все более ранние стадии развития.

Как в случае редукции, так и в случае гипоморфоза происходит упрощение структуры на основе постепенного эволюционного ее недоразвития. Остается, однако, непонятным, каким образом при гипоморфозе могут быть утрачены части структуры без утраты их функции. С другой стороны, известно, что рудиментарные структуры способны сохраняться в процессе эволюции как угодно долго. Нам представляется, что разделение явлений редукции и гипоморфоза в значительной степени формально. Явления гипоморфоза в эволюции гаметофита, описанные И. Д. Романовым (1944), и явления редукции зародышей и эндосперма паразитных покрытосеменных — это если не полностью идентичные, то очень близкие по существу процессы. Редукция может вызываться неполной утратой всех или основной функции или же сменой функции редуцирующейся структуры при ее переспециализации.

Завершая обсуждение вопроса об основных механизмах и причинах редукции, отметим, что полученные нами данные не подтверждают идею о преадаптации как основе редукции. Они не дают материал и для утверждения принципа заимствования биоматериалов как основном морфогенетическом механизме редукции. Мы не придаем решающего значения и явлениям аллометрического роста. Прямой отбор проявляющихся на конечных этапах развития структурных мутаций, — таков, по нашему мнению, основной механизм структурной редукции. Происходящие при этом перестройки морфогенетических корреляций — это скорее следствие, а не причина редукционных процессов. Таким образом, процесс редукции — это процесс, направленный на устранение ставших лишними (в результате перемены образа жизни) структур. Редукция происходит на основе последовательно осуществляемого отбора терминальных мутаций, обусловливающих постепенное морфогенетическое **недоразвитие** структуры. **Недоразвитие** мы понимаем при этом как сокращенное развитие структуры у потомков в сравнении с таковым у предков.

Подводя итоги, повторим кратко основные выводы, следующие из проведенных нами исследований процессов редукции эмбриональных и репродуктивных половых структур паразитных покрытосеменных.

1. Мы различаем два основных направления и три морфогенетических уровня осуществления структурной редукции. Редукция может происхо-

дить в направлении общей (общая редукция) или избирательной (дифференциальная редукция) элиминации составных элементов редуцирующейся структуры. Редукция может осуществляться на цитогенном (элиминация клеток), гистогенном (элиминация тканей) или органогенном (элиминация органов) уровнях.

2. Структурная редукция паразитных покрытосеменных всегда обусловлена утратой функций, осуществление которых обеспечивалось редуцирующимися структурами.

3. Эколого-генетический механизм структурной редукции — прямой отбор терминальных мутаций. Направление отбора определяется изменениями в образе жизни, иначе говоря, изменениями в функциональной активности эволюирующих организмов.

МЕТАМОРФОЗ, РЕДУКЦИЯ И НЕОТЕНИЯ И СИСТЕМЫ МОДУСОВ ЭВОЛЮЦИОННЫХ СТРУКТУРНЫХ ПРЕОБРАЗОВАНИЙ

Метаморфоз в онтогенезе многоклеточных организмов — вполне закономерное явление в ряду эволюционных преобразований индивидуального развития, получившее широкое распространение в некоторых группах животного и растительного миров. Метаморфоз мы понимаем как способ осуществления максимальных морфогенетических изменений в наименьшие исторические сроки. Это способ структурного закрепления кардинальных преобразований в образе жизни. В этой связи представляется интересным рассмотреть соотношения таких явлений, как метаморфозы, неотении и редукции.

По мнению ван Свидерна (van Swidern, по: Slijper, 1936), разделяемому, очевидно, Слийпером (Slijper, 1936) и Ремане (Remane, 1952), понятия метаморфоза и неотении связаны неразрывно. Метаморфоз понимается при этом как процесс, при котором развитие личинки в другой среде или при другом образе жизни более или менее внезапно изменяется в направлении строения взрослого животного.

Историю возникновения понятия «неотения» детально рассмотрел В. М. Арциховский (1911) в связи с историей понятия «педогенез». Арциховский правильно отмечает, что сущность неотении состоит не в том, что к размножению переходят «детские» стадии организмов, а в том, что зрелые в функционально-половом смысле организмы удерживают юношескую форму или, говоря современным языком, ювенильную морфогенетическую организацию. Кольман (Kollman, 1882, цит. по: Арциховский, 1911) предложил называть подобные явления неотенией, что в переводе с греческого означает «удержание юношеской формы». Этот термин употреблялся вначале для объяснения ненормальностей у саламандр, впоследствии ему придали филогенетическое звучание (Hamann, 1892, по: Slijper, 1936). Неотения дает возможность животному развиваться дальше в направлении, которое известно для жизни личинки. Метаморфоз при этом отсрочивается или может вообще не состояться.

Рассмотрев историю понятия «педогенез», В. М. Арциховский пришел к выводу о его более широком значении в сравнении с явлениями неотении. «Педогенезом следует называть, — считает В. М. Арциховский (1911, стр. 3), — все случаи размножения на ранних ступенях развития, независимо от того, происходит ли это размножение половым или бесполым путем, обладает ли организм при этом обособленной личиночной формой или нет». Таким образом и В. М. Арциховский относит термин «неотения» к явлениям с метаморфозом.

Майр (1968, стр. 480) считал, что личиночные стадии более благоприятны для эволюционных преобразований, чем взрослые организмы,

поскольку вследствие особенностей образа жизни (питание, расселение) личинки более часто переходят в новые благоприятные ниши, где могут размножаться без изменения своей соматической организации. Таким образом, и Майр связывает в какой-то степени явление неотении с явлениями метаморфоза.

С другой стороны, некоторые исследователи придают понятию неотения более широкое значение, не ограниченное только метаморфизованными типами онтогенеза (Кольцов, 1936; Тахтаджян, 1943, 1964; Васильченко, 1965, и др.). Более того, как отмечает А. Д. Тахтаджян (1964, стр. 14—15), «неотения может не охватить весь организм, а ограничиться только отдельными органами или частями организма. . . Таково, по всем данным, происхождение цветка и отдельных его частей, как и многих других органов высших растений».

Нетрудно видеть, что понятие «неотения» у А. Л. Тахтаджяна охватывает как собственно неотенические превращения организации в целом, так и явления типа редукций (там, где речь идет о преобразовании отдельных структур). Представление о том, что неотенические преобразования совершаются посредством сочетания девиаций с терминальной аббревиацией (Тахтаджян, 1964), еще более укрепляет нас в предположении, что у А. Л. Тахтаджяна термином «неотения» охвачены и типичные процессы редукции или фетализации, по терминологии Ремане (Remane, 1952).

Явлениям неотении, как известно, придается весьма большое значение в происхождении многих крупных фил животного и растительного мира (Garstang, 1922; Тахтаджян, 1943, 1945, 1948, 1954, 1964; Remane, 1952; Hardy, 1954; Berrill, 1955; Steiner, 1956; Romer, 1958; De Beer, 1958; Майр, 1968, и др.).

В отличие от индивидуальных неотенических превращений в процессе онтогенеза (например, *Ambistoma*), эволюционное осуществление неотенических преобразований, т. е. преобразований, направленных на элиминацию терминальных, наиболее специализированных (индивидуализированных) стадий морфогенеза, осуществляется постепенно, в результате ряда редукционных процессов.

Хорошими примерами неотенических преобразований посредством последовательных терминальных аббревиаций, приводящих к ювенильности, могут служить эволюционные превращения древесных форм в травянистые. По мнению А. Л. Тахтаджяна и А. А. Яценко-Хмелевского (1963), эти превращения происходили путем постепенной редукции, связанной с ослаблением и, наконец, полным прекращением активности камбия. Поэтому травы представляют собой как бы фиксированные ювенильные (юношеские) стадии древесных предков. Сходные примеры превращения наземных покрытосеменных в ювенильные водные растения посредством остановки в развитии приводит Г. А. Левитский (1924—1925).

Фетализация (как модус филогенетических изменений) также сопряжена, по мнению Ремане (Remane, 1952), с редукцией и является неотеническим преобразованием отдельных органов. Слийпер (Slijper, 1936) отмечал, что при фетализации новый признак приобретается вследствие того, что онтогенетическое развитие признаков у потомков не так далеко ушло вперед, как это было у предков. Здесь в сущности выражена та же идея постепенного филогенетического недоразвития структуры, которая обнаружена нами в явлениях редукции у паразитных покрытосеменных.

Очень важно иметь в виду не только то, какие факторы вызывают редукционные изменения, но и то, какая структура редуцируется. При далеко зашедшей общей редукции структуры редукционные явления переходят как бы на другой уровень и полная элиминация редуцирующейся структуры означает одновременно упрощение структуры более общего плана. Можно было бы сказать, что дифференциальная редукция

как раз и складывается из конечных этапов общей редукции некоторых составляющих структур.

Ремане (Remane, 1952) сопоставил явления редукции, фетализации и неотении. Он отмечает, что фетализация нередко сопровождается редукцией органа, и обычно фетализация обнаруживается у видов, которые в филогенезе имели большие редукционные изменения. По мнению Ремане (Remane, 1952), в противоположность животному миру фетализации редко встречаются у растений. Однако это не так. Помимо примеров Тролля (Troll, 1939) в эволюции покрытосеменных можно найти и многие другие примеры изменений по типу фетализаций. Чешуи на стебле генеративных побегов многих высокоспециализированных паразитов из семейств *Scrophulariaceae*, *Orobanchaceae*, *Balanophoraceae*, *Lennoaceae*, *Cynomoriaceae*, *Rafflesiaceae*, *Hydnoraceae* — отличный пример изменений по типу фетализаций. Постепенная редукция листового аппарата вследствие элиминации, утратившей свое адаптивное значение хлорофиллоносности не привела к полной элиминации листьев. Чешуи на стебле паразитов выполняют вполне определенные функции защиты генеративного побега в ранний период его развития. Именно в этом их новое адаптивное значение, и именно поэтому рудименты зеленых листьев в виде защитных чешуй сохраняются на побегах многих паразитных растений. Другие примеры: преобразование в присоски в результате редукционных процессов первичных корешков (Заразиховые, Норичниковые, Ремнецветниковые и т. д.) или апексов адвентивных корней (Повиликовые).

Таким образом, явления фетализации и явления редукции оказываются тесно связанными. Интересно, что «скопление» фетализаций (Remane, 1952) наблюдается обычно при эволюции вследствие более или менее резкого изменения образа жизни; это же характерно и для явлений редукции.

Последовательная аббревиация терминальных стадий развития — основной и единственный способ осуществления редукций и, вероятно, неотенических эволюционных преобразований. Этот процесс создает важнейшие предпосылки для наиболее важных и кардинальных перестроек онтогенеза, так как имеет своим следствием элиминацию наиболее специализированных свойств и признаков. Здесь важно подчеркнуть еще раз, что процессы редукции протекают в соответствии с закономерностями, противоположными закону К. Бэра: самыми первыми элиминируются наиболее индивидуализированные свойства и признаки.

Важно обсудить некоторые стороны становления метаморфизованного типа онтогенеза в эволюции паразитных цветковых растений. Новый тип метаморфизированного онтогенеза высокоспециализированного паразитного растения создается на основе глубоких редукционных процессов, приводящих к элиминации всех или почти всех структур автотрофной организации. У цветковых паразитов редукция выступает в качестве эволюционного механизма неотенических преобразований, на основе которых строится новый способ онтогенеза.

Способы осуществления половой репродукции и структуры, обеспечивающие этот процесс, тесно увязаны у покрытосеменных с автотрофным способом питания, который в свою очередь тесно связан с особенностями среды обитания. Развитие корневой системы обеспечивает минеральное питание, развитие вегетирующих побегов с хлорофиллоносным листовым аппаратом — органическое питание, а также возможность развития репродуктивных половых структур. При переходе к чужеядному питанию источник минерального и органического питания становится единым — организм растения-хозяина. И добывание пищи осуществляется у растений-паразитов с помощью одного типа структур — гаусториальных органов, получивших свое эволюционное начало от корневых структур автотрофных растений. Функции и структуры побега для осуществления питания паразитного растения не нужны. Однако сохраняется функция

полового воспроизведения в воздушной среде. Таким образом возникает необходимость в двух типах организации в течение одного онтогенеза: униполярно-активной в период вегетации и биполярно-активной в период полового воспроизведения.

Сходную ситуацию описывает М. С. Гиляров (1957) для типичного метаморфоза у насекомых. «Размножение и расселение становятся в типичном случае основными (а нередко и единственными) функциями имагинальной стадии. Часто имаго не питается и даже не может питаться (поденки, многие бабочки, типулиды). Функция накопления необходимых для жизнедеятельности имаго пластических и энергетических веществ, функция питания переходит к ранним стадиям развития — к личинкам; личинка и имаго приспосабливаются к выполнению различных функций видовой жизни. Именно далеко зашедшие приспособления к разным функциям личиночной и имагинальной стадий и являются биологической причиной метаморфоза насекомых» (Гиляров, 1957, стр. 1687).

Структурная автотрофная организация, созданная эволюцией в условиях двойственного источника питательных веществ, утрачивает в значительной мере свою адаптивную ценность при переходе к паразитизму. В то же время функция половой репродукции продолжает осуществляться теми же способами и в той же среде, что и прежде. Возникает своего рода конфликт между сохранением старой организации в отношении репродукции и необходимостью изменения организации в отношении добывания питательных веществ. Выход из конфликта — становление метаморфизованного онтогенеза, т. е. принципиальное изменение организации в течение одного и того же онтогенеза (рис. 53).

Изменение морфогенетической организации спорофита паразитных цветковых растений в связи со становлением специализированного метаморфизированного способа онтогенеза происходит в результате различных эволюционных преобразований (субституций, амплификаций), но основное значение имеют при этом явления редукции. Именно в результате редукции элиминируются все черты организации, наиболее тесно связанные с автотрофным способом жизни. Элиминируются, например, фотосинтезирующий аппарат, семядоли и эпикотиль, специфические для растений-автотрофов черты строения корневых структур.

Интересно отметить также, что в зависимости от особенностей чужеядности в той или иной группе паразитных цветковых более глубокой редукции подвергаются те структуры, существование которых экологически менее оправданно. Так, для представителей сем. *Orobanchaceae* характерна полная элиминация первичного (основного) побега и редукция терминальных стадий развития корневых структур. Для Повиликовых (*Cuscuta*) характерна полная элиминация радикулы, но лишь частичная редукция некоторых структур побега. Глубокое преобразование корневых структур, основанное на редукционных процессах, характерно и для Орхидных. Напротив, для аллелопаразитов — грушанок и вертляниц — характерна полная элиминация эпикотиля и неполная, хотя и глубокая редукция корневых структур. Разумеется, речь идет при этом об элиминации эпикотиля зародыша, что не исключает, а делает необходимым вторичное образование апекса генеративного побега.

В связи с изложенным выше следует обсудить вопрос об определении места метаморфизованного типа онтогенеза в ряду эволюционных событий. Можно представить себе два основных сочетания (типа) генетического состояния (гаплоид, диплоид) и морфогенетической организации многоклеточного организма.

I тип. Жизнедеятельность диплоидного и гаплоидного состояний происходит в рамках одной морфогенетической организации. При этом возможны различные вариации типа. Главнейшие из них: 1) у обоеполых организмов мужские и женские гаплоидное и диплоидное состояния сосуществуют в рамках одной морфогенетической организации; 2) у раз-

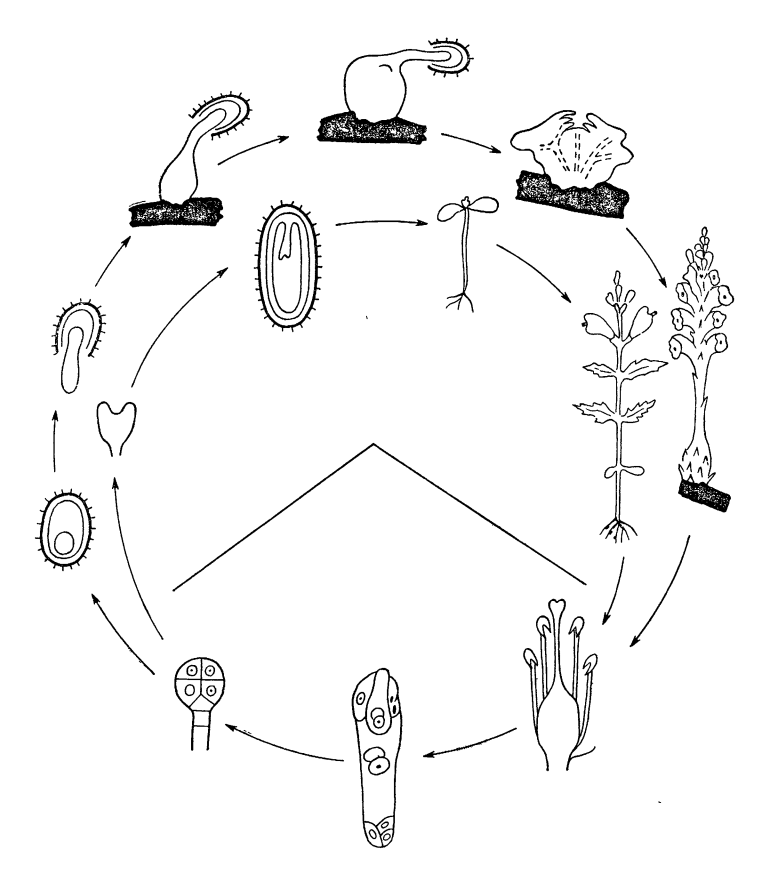


Рис. 53. Метаморфоз в онтогенезе паразитных покрытосеменных (*Orobanche crenata*).

дельнополых организмов мужской и женский гаметофиты сочетаются с разными особями с идентичной морфогенетической организацией диплоида.

II тип. Жизнедеятельность диплоидного и гаплоидного состояний происходит на основе раздельного существования двух поколений особей. При этом морфогенетическая организация этих особей может быть идентичной или гетероморфной.

Преобразования организации I типа при возникновении конфликта между требованиями гаплоидной (половое воспроизведение) и диплоидной (вегетация) стадий развития многоклеточного организма происходят посредством метаморфоза, при котором обе стадии организации реализуются на основе двух последовательно сменяющих друг друга разных форм морфогенеза в рамках одного индивида. Основная особенность этого пути эволюции заключается в том, что в период преобразования у организма сохраняются черты обоих образов жизни, прежнего и нового.

В связи с исследованием вопроса о роли редукций в снятии наиболее специализированных стадий развития представляется необходимым обсудить проблему так называемой консервативности ранних стадий развития. Нэф (Naef, 1917, 1931) сформулировал «закон консервативности предшествующих стадий». Согласно взглядам Нэфа (Naef, 1931), онтогенетическое развитие является кумулятивным процессом, при котором изменения онтогенеза имеют неодинаковые последствия для организма, что зависит от стадий онтогенеза, на которых происходят эволюционные преобразования. Изменения ранних стадий приводят к крупным преобразованиям; изменения на поздних стадиях обусловливают более ограниченные

эволюционные результаты. Но дело в том, что лишь небольшая часть ранних изменений имеет шансы удержаться в эволюции, поскольку чем раньше происходит изменение, тем более неблагоприятно, как правило, оно будет для организма (резкие уклонения в развитии должны вести к большим нарушениям онтогенетического развития, а ранние изменения как раз и будут резкими). Нэф (Naef, 1931) считал возможным в этой связи рассматривать предшествующие стадии как более примитивные.

Сходные взгляды в отношении неблагоприятных эволюционных последствий ранних изменений онтогенеза высказывали Фишер (Fischer, 1935) и Шеппард (1970). Л. В. Крушинский (1939) считал, однако, что кроме такого рода автоматической, вытекающей из особенностей онтогенеза, консервативности ранних стадий развития, должна существовать и консервативность, обусловленная направлением отбора на изменение именно поздних стадий развития.

Довольно большая изменчивость последних стадий развития по сравнению с более ранними была подтверждена и прямыми наблюдениями над онтогенетической изменчивостью в разных группах животных и растений (Филипченко, 1920, 1929; Киселев, 1921, и др.).

В этой связи не может не возникнуть вопроса — в какой степени эволюция той или иной группы организмов определяется автоматически особенностями онтогенетического развития?

Изучение эволюции паразитных покрытосеменных дает нам на это прямой и недвусмысленный ответ. Так называемый консерватизм ранних стадий онтогенеза зависит всецело от эктогенетических факторов. При необходимости глубоких изменений и при наличии достаточного эволюционного времени для этих изменений организационные особенности онтогенеза не затрудняют их осуществление. Это мы наблюдали у паразитных организмов из разных разделов мира цветковых растений.

«Автоматизм» организации верен, по-видимому, в том отношении, что эволюционные изменения начинаются всегда с конечных стадий развития и лишь затем оккупируют более ранние стадии развития структуры. Но это представление очевидно неверно в том смысле, что организационные особенности онтогенеза могут затруднять или замедлять изменения ранних стадий онтогенеза. Здесь мы должны различать, однако, перманентные изменения отдельных структур (изменения, которые и имел в виду Нэф) и ценогенетические изменения, происходящие в целом организме. Так, изменения ранних стадий развития зародышей, обусловленные, например, развитием суспензорного аппарата, разумеется, не определяются «законом Нэфа». Это типичные ценогенетические изменения, где преобразованные ранние стадии зародыша являются эмбриональными адаптациями и не затрагивают основные функции и структуры спорофита. Здесь «автоматичность» характера онтогенетических изменений не имеет места. Консервативность ранних стадий онтогенеза сохраняет свое значение до тех пор и поскольку это выгодно организму. Эта консервативность не имеет, таким образом, абсолютного значения.

При анализе явлений предполагаемой примитивности предшествующих стадий необходимо всегда четко знать, с какого рода преобразованиями онтогенеза мы имеем дело: с перманентными изменениями конкретных органов или систем органов или с ценогенезами.

Приведенные выше соображения позволяют нам обсудить некоторые аспекты существующих систем модусов эволюционных структурных преобразований.

Основная идея Мюллера (Müller, 1864) заключалась в утверждении, что эволюция органов взрослых животных происходит путем постепенного изменения хода онтогенеза их потомков. Геккель (Haeckel, 1866) предположил, что эти изменения происходят «палингенетическим» путем и могут быть искажены «ценогенезами» (эмбриональными, личиночными приспособлениями). Но, как справедливо напомнил А. Н. Северцов

(1949), сам Фриц Мюллер впервые определенно предположил, что изменение взрослых форм в процессе эволюции происходит не только путем суммирования вариаций взрослых же форм, но и путем постепенного изменения всего развития.

Францем (Franz, 1924, 1927) была предпринята одна из первых попыток систематизации морфогенетических закономерностей исторического преобразования организмов. Он установил четыре типа филогенетических преобразований (биометаболических модусов): 1) пролонгация (удлинение) онтогенеза в сравнении со зрелой стадией предков; 2) аббревиация (укорочение) прежней зрелой стадии; 3) девиация (отклонение в развитии, abweichung abberation), при которой молодая стадия потомка более похожа на молодую и взрослую стадии предков, нежели на собственную взрослую стадию, и 4) девиация, при которой молодая стадия потомка не похожа ни на одну из стадий предков, так что взрослое состояние потомка более похоже на предков, чем уклоняющаяся молодая стадия.

Нужно отметить, что у Франца, как и у более ранних исследователей, речь идет об эволюционном преобразовании целых организмов, а не отдельных органов, что, как мы увидим, необходимо различать при обсуждении общих закономерностей эволюционных морфогенетических преобразований.

Опираясь на собственный фактический материал и на воззрения предшествующих исследователей (Дарвин, Мюллер, Геккель, Франц и др.), А. Н. Северцов (1931а, 1931в, 1949) создал оригинальную систему основных способов эволюционных преобразований *Metazoa* — теорию филэмбриогенеза, говорящую о том, как происходят и в какой период возникают те изменения органов животного, которые ведут к преобразованию строения взрослого организма. По А. Н. Северцову (1949), модус филэмбриогенеза есть способ осуществления принципов филогенетического изменения органа. В теории модусов филэмбриогенеза А. Н. Северцов выступает как принципиальный противник геккелевско-вейсмановской теории филогенетических изменений путем сдвигания признаков взрослых предков на более ранние стадии онтогенеза потомков.

Согласно взглядам А. Н. Северцова (1949), эволюция взрослых животных происходит путем изменения хода онтогенеза их предков, основывающемся на наследственно-закрепленных изменениях общего и частного роста и гистогенеза (дифференциации). При этом возможны три основных способа (модуса) эволюционных преобразований: 1) наиболее распространены надставки конечных стадий онтогенеза, приводящие к его удлинению (модус анаболии); 2) изменения на средних стадиях онтогенеза соответствуют модусу девиации; 3) изменения начальных стадий морфогенеза (изменения первых закладок) соответствуют модусу архаллаксиса.

А. Н. Северцов различал при этом модусы положительные, посредством которых происходят прогрессивные изменения, модусы отрицательные, приводящие к редукции органов и характеризующие регрессивные изменения. Весьма существенно, что Северцов (1949) различал изменения органов и изменения организма как целого, признавая возможность изменений на любом этапе развития органа или организма. Бир (Beer, 1958) считал, что большинство новшеств являются обычно результатом архаллаксисов, в то время как анаболии ведут к модификации и специализации структур. Под термином «архаллаксис» он понимал при этом изменения начальных этапов организма как целого.

Система модусов морфогенетических преобразований Ремане (Remane, 1952) представляет собой видоизмененный комплекс из систем Франца и А. Н. Северцова. Ремане (Remane, 1952) различает линейные (пролонгации, аббревиации) и нелинейные (девиации, общие сдвиги) модусы. Пролонгации и аббревиации могут происходить, по Ремане, на терминальных, медиальных и базальных стадиях онтогенеза. Он различает

также, вслед за Францем, истинные девиации и ценогенезы. При этом ценогенезы, происходящие на средних этапах развития, он называет мезоболиями, а ценогенезы, затрагивающие ранние стадии развития, — архиболиями. Согласно Ремане, архиболии — это глубоко зашедшие в эволюции мезоболические преобразования. Ремане не проводит четких различий между модусами изменений отдельных органов и способами эволюционного преобразования целых онтогенезов.

Ренш (Rensch, 1960) также уделил большое внимание рассмотрению основных закономерностей кладогенеза (филогенетического ветвления). По мнению Ренша, способ изменений, названный А. Н. Северцовым вслед за Францем девиацией, был известен еще Фрицу Мюллеру (Müller, 1864) и Нэфу (Naef, 1917, 1931). Возникающие различия происходят в направлении, которое нельзя рассматривать как адаптивное к предыдущим стадиям онтогенеза, но которое дает определенное отклонение от признаков, типичных для исходной группы. Во многих случаях анаболии и девиации одной структуры могут быть перманентными и временными. Временные девиации — суть ценогенезы.

Ренш считает, что «архаллаксисы» А. Н. Северцова — это в сущности иное название «неогенезов» Гарстанга (Garstang, 1922). По мнению Ренша, следует различать архаллаксис органа и общий архаллаксис (по-видимому, Реншу остались неизвестными суждения А. Н. Северцова (1949) о первичных и вторичных архаллаксисах). Что же касается модусов «анаболии» и «девиации», то, как можно понять, Ренш рассматривает эти изменения в качестве способов преобразования отдельных органов; большинство же процессов надвидовой эволюции, и особенно происхождение новых структурных типов и новых органов, должно быть результатом, по его словам, архаллаксиса, изменяющего весь онтогенез (Rensch, 1960).

Основные модусы эволюционных морфогенетических изменений онтогенеза были обсуждены в применении к миру растений А. Л. Тахтаджяном (1943, 1945, 1948, 1954, 1964). Разработанная им система модусов морфологической эволюции растений (Тахтаджян, 1964) представляет собой синтез существующих систем (Франц, Северцов, Ремане, Бир) и в то же время развитие оригинальных представлений, высказанных в более ранних работах. Так, в 1954 г. А. Л. Тахтаджян предложил систему модусов, понимаемых им как систему девиаций, осуществляемых на разных стадиях развития отдельных органов и всего организма.

В последней своей работе, посвященной обсуждению путей и закономерностей морфологической эволюции покрытосеменных, А. Л. Тахтаджян (1964) предложил систему модусов, для которой характерно (как и для системы Ремане) четкое различение «линейных» изменений и отклонений (девиаций). В отношении линейных изменений следует отметить, что здесь А. Л. Тахтаджяном предполагаются как удлинения или укорочения стадий развития, так и надставки или аббревиация онтогенеза (или экскаляция — выпадение, если речь идет о промежуточных стадиях).

В отличие от предшествующих исследователей А. Л. Тахтаджян (1964) считает возможным осуществление линейных изменений не только на конечных, но на средних и ранних стадиях развития (медиальные и базальные линейные изменения). Наконец, следует отметить, что в предложенной системе А. Л. Тахтаджян (1964) не разделяет перманентные девиации и изменения ценогенетические.

Изучение эволюционных морфогенетических изменений эмбриональных и репродуктивных структур паразитных покрытосеменных показывает, что изменения, приводящие в конце концов к сложным преобразованиям органов и их систем, основываются на последовательных элементарных преобразованиях, которые можно идентифицировать с положительными и отрицательными анаболиями в том смысле, как их понимал А. Н. Северцов (1949).

Полученные нами данные показывают также, что величина и перспективное значение происшедших эволюционных преобразований зависят не от модуса этих преобразований, как считает А. Л. Тахтаджян (1954), но от эволюционного времени последовательного осуществления терминальных изменений в одном заданном направлении. Это относится как к редукционным изменениям, осуществляемым посредством последовательных терминальных аббревиаций, так и к противоположно направленным (амплификационным) изменениям, осуществляемым посредством последовательных положительных анаболических процессов.

Вопрос о способах реализации «базальных» и «тотальных» девиаций, т. е. вопрос о том, осуществляются ли такого типа изменения путем последовательных терминальных преобразований или путем «сальтаций» (резкого, внезапного изменения развития) является принципиальным. А. Н. Северцов признавал возможность сальтаций посредством архаллаксисов. Но, как мы показали, он различал два типа архаллаксисов: первичные и вторичные. При этом первичные архаллаксисы относятся к изменениям индивида в целом, тогда как вторичные — к изменениям отдельных органов. К тому же первичные архаллаксисы представляют собой либо изменения весьма специфические, типа полимеризации гомологичных структур (Северцов, 1949; Тахтаджян, 1964), которые действительно происходят скачкообразно (например, увеличение числа зачатков гомологичных структур), либо изменения отдельной структуры путем последовательных терминальных преобразований (Северцов, 1949).

А. Л. Тахтаджян (1964) допускает возможность крупных преобразований, типа медиальных и базальных девиаций, происходящих путем последовательных терминальных изменений. «Начавшись с последних стадий морфогенеза, — пишет А. Л. Тахтаджян (1964, стр. 13), — девиация может постепенно захватить всё более и более ранние стадии развития. Таким именно путем происходят обычно многие крупные эволюционные превращения органов».

Таким образом, явления базальных девиаций и архаллаксисов не обязательно противоречат представлению о том, что в основе крупных преобразований, которые рассматриваются сегодня как архаллаксисы, может лежать ряд последовательно осуществляемых терминальных преобразований. Архаллаксисы могут быть результативной стадией последовательных менее значительных изменений.

Действительно, во всех рассмотренных нами случаях эволюционных преобразований наиболее ранних стадий зародышей покрытосеменных, происходящих под влиянием паразитного образа жизни (*Striga orobanchoides*, *Aeginetia*, *Balanophora*, *Hypopitys*, *Monotropa*, *Allotropa*, *Burmannia*, *Apteria*, *Dictiostegia*, *Gymnosiphon*, *Neottia*, *Epipogium* и др.), можно отчетливо видеть, что наиболее кардинальные, наиболее рано проявляющиеся в онтогенезе спорофита и в развитии отдельных органов изменения всегда являются суммарным результатом менее значительных изменений, происходящих на более поздних стадиях развития. Наш материал свидетельствует против представлений о возможности внезапных (сальтационных) преобразований сложных многоклеточных структур, затрагивающих с самого начала первые стадии развития. Перманентные (по терминологии Ренша) эволюционные преобразования многоклеточных структур происходят, очевидно, путем постепенно усиливающихся, охватывающих все более ранние стадии последовательных терминальных изменений.

Вряд ли правомочно переносить явления ценогенетического плана на перманентные преобразования. Сущность различий между ценогенезами и перманентными эволюционными преобразованиями заключается, как нам кажется, в некоторых особенностях взаимодействия функционально-структурных систем в организации индивида. Как справедливо утверждают Н. В. Тимофеев-Ресовский, Н. Н. Воронцов и А. В. Яблоков (1969), потенциальные возможности эволюционных изменений структур заклю-

чены в их мультифункциональности. Система функций органа иерархична в своей организации в той же, если не большей мере, что и система структур. Соподчиненность функций и структур отдельного образования (органа) бывает очень высока; здесь отчетливо выступает на первый план главная функция, к выполнению которой орган обычно приступает после завершения своего развития или почти по завершении. Этому предшествует система сложных морфогенетических преобразований, частично обусловленных эволюционным прошлым органа, отчасти же необходимыми корреляциями с другими, соседними структурами и, наконец, характером выполнения функции. Очевидно, что эволюционное изменение структуры может происходить только постепенно и только начиная с конечных, функционирующих стадий развития структуры (Терёхин, Камелина, 1969). Любой другой путь преобразований, и особенно внезапные крупные преобразования органа, начинающиеся на ранних стадиях его развития, здесь исключены, ибо они не могут привести ни к чему иному, кроме дезорганизации развития органа и функции.

Другое дело, когда перед нами целый организм. Иерархичность структуры и функций здесь часто почти не выражена. Они сосуществуют во времени и пространстве, но не подчинены друг другу. Это обусловлено их равным значением для обеспечения существования особи или популяции (если функция и структура направлены на обеспечение внутрипопуляционных связей). Отдельные функциональные и структурные изменения не приводят при такой ситуации обязательно к дезорганизации жизнеспособности всего организма. Изменения на разных стадиях развития индивидуума могут происходить относительно независимо и приводят к явлениям, известным под именем ценогенезов.

По мнению А. Н. Северцова (1949), изменения, происходящие путем первичных архаллаксисов, не подчиняются закону Бэра. Нам представляется, что всеобщность закона Бэра сегодня настолько хорошо доказана и очевидна, что пересмотру должен быть подвергнут не закон Бэра, но представление А. Н. Северцова о характере эволюционных преобразований, происходящих путем архаллаксисов (имея в виду не явления олиго- и полимеризации гомологичных структур, но перманентные изменения сложных, многоклеточных, четко организованных структурных комплексов).

Исходя из результатов изучения эволюционных изменений эмбриональных и репродуктивных структур паразитных покрытосеменных, можно представить себе систему модусов эволюционных преобразований как систему постепенных преобразований, последовательно усиливающихся за счет аддитивного охвата сопряженных структур. Наиболее элементарными способами эволюционных преобразований многоклеточных структур являются терминальные процессы пролонгаций (увеличения числа клеток, составляющих ту или иную ткань) и аббревиаций (уменьшения числа клеток, составляющих ту или иную ткань).

Вовлечение в изменения того или иного ассортимента структур или распространение (оккупация) изменений на избранные сопряженные структуры приводят к изменениям более высокого организационного уровня — к явлениям девиаций как результату последовательного накопления элементарных терминальных изменений. Вывод о постепенности эволюционных структурных преобразований (в частности, редукций) совпадает с представлениями исследователей микроэволюции (генетики популяций), «. . .что высокодивергентные популяции (макроэволюция) образуются путем накопления изменений, каждое из которых само по себе невелико» (Меттлер, Грегг, 1972, стр. 98).

Поскольку эволюционные морфогенетические преобразования могут носить перманентный или ценогенетический характер в отношении онтогенеза в целом, тогда как в отношении каждой отдельной структуры

эволюционные изменения всегда могут иметь только перманентный характер, встает вопрос о необходимости различать системы модусов эволюционных преобразований онтогенезов и отдельных структур.

О ФАКТОРАХ СТРУКТУРНОЙ ЭВОЛЮЦИИ ПАРАЗИТНЫХ ПОКРЫТОСЕМЕННЫХ

Ответ на вопрос о том, где искать факторы-регуляторы морфологической эволюции, в большой степени зависит от нашего отношения к проблеме адаптивности биологической организации. При этом важно исследовать взаимоотношения структурного и функционального аспектов организации, поскольку известно, что многие структуры организма адаптированы к выполнению тех или иных функций, тогда как функциональная деятельность приспособлена к поддержанию жизни в конкретной окружающей среде.

Адаптивность эволюционных преобразований является и сегодня предметом самых горячих дискуссий (Завадский, Ермоленко, 1969; Stebbins, 1967, и др.). По-видимому, именно отсутствие убедительных материалов о взаимосвязи эктогенетических факторов эволюции и эволюционных преобразований организмов дает пищу для различного рода автогенетических и номогенетических концепций эволюции. Новым во взглядах современных номогенетиков является то, что они, не имея возможности отрицать значение естественного отбора и возникающих в результате его действия адаптаций, сводят роль этих последних к участию в образовании лишь «второстепенных» признаков организации. Так, Вардлоу (Wardlaw, 1955, стр. 11) пришел к выводу, что наряду с широким распространением явлений адаптации и естественного отбора «имеется много примеров морфологического или структурного развития, для которых сомнительно большое участие в них конкуренции и отбора». Интересно, что автор имел в виду вполне определенный круг морфогенетических структур, а именно структуры, обеспечивающие функциональную активность организма. Это как раз те структуры, чье приспособительное значение далеко не всегда удается проследить достаточно отчетливо.

Для исследователя, работающего с паразитными организмами, проблема функциональной и структурной эволюционной адаптации является весьма интересной и особенно острой в связи с вопросом о редукционных явлениях. Далеко не случайно, что классическая теория преадаптации (Кено, Парр) была основана именно на примерах регрессивной эволюции.

Как отмечает Стеббинс (Stebbins, 1967, стр. 103), «господствующая среди ботаников, имеющих дело с эволюционными тенденциями, точка зрения предполагает значительный скептицизм по отношению к любому объяснению, базирующемуся первично на адаптации и отборе, и склонна рассматривать такие тенденции как телеологические».

Многие биологи согласны с тем, чтобы понимать под термином «адаптация» образование или наличие признаков, которые в данных условиях среды оказываются выгодными для особи (или целой популяции) и благодаря которым организм приобретает способность к существованию в данной среде» (Ригер, Михаэлис, 1967).

В той или иной мере идею тождества между организацией (морфологическими, физиологическими, поведенческими и другими особенностями организма) и адаптацией поддерживает, пожалуй, большинство биологов (Шмальгаузен, 1939, 1958; Pittendrigh, 1958; Эрлих, Холм, 1966, и др.). Однако не менее упорно некоторые биологи отстаивают право понимать под адаптацией отношение между организмом (популяцией) и средой. Эта последняя точка зрения основывается на утверждении, что «большинство эволюционистов согласны с тем, что организмы могут иметь

или часто имеют неадаптивные признаки, которые тем не менее входят в их организацию» (Simpson, 1958b, стр. 521).

В списке «неадаптивных» признаков одно из первых мест занимают рудиментарные структуры. Однако еще А. Н. Северцов (1949, стр. 501—502) определенно и справедливо указывал, что «тот или иной орган тогда начинает редуцироваться. . . , когда вследствие изменившихся условий существования он перестает быть полезным или необходимым, т. е. когда он утрачивает свое биологическое значение. . .».

Не существует, по мнению Питтендрай (Pittendrigh, 1958), организации в абсолютном смысле; организация всегда относительна и относительна к своей целесообразности, и именно этим она отличается от простого порядка. Целесообразность живых систем как раз и заложена в понятии адаптированности организации. Питтендрай (Pittendrigh, 1958) замечает, что, когда в результате негативной реакции на ламаркизм возник лозунг «природа не имеет целей», биологи раскололись на два лагеря. Одни биологи, уделявшие большое внимание генетическим механизмам эволюционного процесса, встали на путь преувеличения значения стохастических (случайностных) процессов в эволюции. Этому в немалой степени способствовала картина «свободного» распределения генетического материала в популяции и в генерациях ее индивидов. Другие биологи, четко улавливавшие целесообразный характер эволюционных изменений, не могли или не пытались уловить естественный смысл процесса адаптации и вынуждены были обратиться к заприродным (телеологическим) агентам.

Тесная связь между понятиями «адаптация», «организация» и «целесообразность» очевидна — это как бы три стороны единого сложного явления; но важно выяснить, к чему адаптирована организация живой системы? Ответ на поставленный вопрос заключен в выяснении смысла естественного отбора.

Понимание естественного отбора как дифференцированного репродуктивного успеха правильно освещает проблему адаптации. Такое понимание естественного отбора говорит об историзме становления адаптаций; другими словами, адаптация (и, следовательно, организация) относительны к своему генетическому прошлому и направлены на реализацию процесса репродукции. Но адаптивность организации относительна и к специфике среды обитания, так как процесс репродукции возможен только при наличии определенных элементов этой среды.

Сама по себе идея Питтендрая об идентификации организации и адаптации не нова. Еще А. Н. Северцов (1949, стр. 225) полагал, что «вся организация животных в любой период эволюции является адаптивной». И. И. Шмальгаузен (1939) в книге «Пути и закономерности эволюционного процесса» также сделал вывод: «организация живых существ является всегда адаптивной».

Позволим себе привести в связи с этим одну пространную выдержку из вышеназванной работы И. И. Шмальгаузена: «Можно ли говорить об „организации“ независимо от „адаптации“? Адаптация означает лишь конкретное оформление органа в связи с данными условиями среды. Хотя мы путем сравнения доходим обычно до принятия некоторой обобщенной типичной структуры органа, как она описывается в сравнительной анатомии, однако не нужно забывать, что такие обобщения представляют лишь искусственное отвлечение от ряда частных приспособлений, делаемые для того, чтобы выделить наиболее существенную основу, на которой развились эти частные адаптации. Это вовсе не значит, что сама основа организации неадаптивна. Наоборот, можно показать, что и она приспособительна, что при отвлечении от частных приспособлений у нас всегда остается приспособление к более общим условиям среды» (Шмальгаузен, 1939, стр. 72).

Процесс приспособительной эволюции рассматривается обычно в одном из двух аспектов: структурном или функциональном. А. Л. Тахтад-

жян (1954, стр. 183) справедливо отметил, что «структурная эволюция покрытосеменных изучена в настоящее время значительно лучше, чем функциональная. . . Это обстоятельство ставит морфолога-эволюциониста в чрезвычайно трудное положение и заставляет его своими силами, хотя бы частично, восполнить этот пробел в наших знаниях». Мы вполне присоединяемся к этому мнению и позволим себе напомнить, что функциональный аспект жизни не сводим единственно к метаболическим процессам, изучению которых уделяет львиную долю внимания современная физиология.

Биологическая и особенно ботаническая литература весьма бедна примерами сопряженного исследования структуры и функции в эволюции, в то же время крайне важно выяснить роль функциональной деятельности организмов в их структурной эволюции.

Для нас проблема соотношения функционального и структурного аспектов организации и эволюции в обобщенном виде сводится к ответу на вопрос, влияет ли паразитизм (паразитный образ жизни) на морфологическую эволюцию чужеядных покрытосеменных растений? Оригинальный облик многих паразитных организмов, кажется, достаточно ясно отвечает на поставленный вопрос (Heinricher, 1917; Boeshore, 1920; Бейлин, 1948а, 1968; Jacob, 1908, и др.). Но этого сегодня уже недостаточно — важно выяснить еще, каким образом и на какие структуры оказывает влияние паразитный образ жизни.

В целом проблема соотношения функции и структуры в эволюции далеко не нова. Однако сколько-нибудь определенные ответы на поставленные вопросы биологи стали получать лишь недавно, в связи с развитием этологического направления в зоологии (Lorenz, 1943; Simpson, 1958a, 1958b; Mayr, 1958, 1968, 1974, и др.). И сегодня основные трудности в изучении процесса эволюции обусловлены, по-видимому, недостаточной ясностью в представлениях о взаимоотношениях его главных слагаемых: строения живых существ, их жизнедеятельности и особенностей окружающей среды.

Морфологи-эволюционисты в общем согласны с тем, что в основе структурных преобразований органов в процессе эволюции лежат функциональные изменения; тем не менее ясная картина конкретных взаимоотношений между структурой и функцией возникает далеко не всегда (Dohrn, 1875; Plate, 1913, 1924; Северцов, 1949, и др.). И. И. Шмальгаузен (1958, 1968) подчеркнул, что для полного объяснения процесса эволюции недостаточно только генетическое, а тем более генетико-автоматическое его объяснение. Необходимо учитывать и роль жизнедеятельности самих эволюирующих организмов. В последнее время были предприняты попытки привести в соответствие данные морфологов-эволюционистов и генетиков либо посредством введения представлений, развиваемых этологами (Майр, 1968), либо посредством введения некоторых новых понятий, подобных понятию «пускового механизма» (Тимофеев-Ресовский и др., 1969).

Большим достижением в теории адаптивной эволюции является, на наш взгляд, открытие И. И. Шмальгаузеном стабилизирующего эффекта естественного отбора. И. И. Шмальгаузен, как известно, отстаивал поначалу идею существования двух особых форм естественного отбора (стабилизирующей и движущей). Однако в одной из своих последних работ он значительно смягчил формулировки и отметил, что. . . «стабилизирующий отбор в его конкретном проявлении не является обособленной формой отбора. Правильнее было бы говорить о движущем и стабилизирующем эффекте единого процесса естественного отбора» (Шмальгаузен, 1968, стр. 410). Можно, по-видимому, сказать, что И. И. Шмальгаузен вскрыл стабилизирующую сущность деятельности естественного отбора, ибо при наличии модификационных фенотипических систем естественный

отбор неизбежно приобретает характер стабилизирующего отбора (Кирпичников, 1948; Lerner, 1954).

Естественный отбор не содержит, по-видимому, в себе факторов, задающих направление эволюционным изменениям. Эти факторы лежат вне естественного отбора. Отбор не является, таким образом, источником информации о направлении эволюционных изменений, но осуществляет свой контроль на основе «сравнения фенотипов» (Вейсман, 1918; Шмальгаузен, 1958, 1973). «Философское значение естественного отбора заключается в том, — отметил А. Вейсман (1918, стр. 49), — что он дает нам принцип не целестремительный сам по себе, но тем не менее производящий целесообразное».

Характер и эффективность эволюционного процесса обусловлены действием естественного отбора: направлением его действия и степенью его давления. Под направлением отбора сегодня понимают «путь к той биологической цели, которая достигается положительным отбором определенного генотипа или генотипов в ущерб другим» (Тимофеев-Ресовский и др., 1969).

Векторизованность отбора проявляется в его направленности и эффективности, а эта последняя зависит, по-видимому, не только от интенсивности давления отбора, но и времени его «работы» в заданном направлении. Вопрос о факторах, задающих направление действию естественного отбора, очень важен, поскольку от его решения зависит выяснение многих сложных эволюционных проблем, например проблемы конвергентного развития.

Несомненно, что именно характер среды и конкурентных отношений между организмами служат исходными условиями для канализации действия отбора. Но почему в таком случае «для каждой среды не существует одного-единственного вида организмов?» (Гробстайн, 1968). Почему не удается вскрыть конкретные корреляции между изменениями среды и изменениями основных многоклеточных образований (органов, тканей)? Почему, наконец, большинство многоклеточных, так называемых биотехнических структур обнаруживают очевидные корреляции со способом их функционирования или с особенностями функционирования окружающих организмов, но отнюдь не с теми или иными элементами среды непосредственно?

Поиски факторов, определяющих направление структурных эволюционных изменений, привлекают сегодня внимание исследователей к новому, бурно развивающемуся в зоологии этологическому направлению (Майр, 1969, и др.). Основное достижение этого нового направления научных исследований — расширение понятия функции за границы «метаболической физиологии» и выявление важнейшего значения поведения в эволюции. Было ясно показано на нескольких примерах, что изменение поведения предваряет в эволюции структурные изменения, а эти последние обнаруживают в свою очередь связь с поведенческими вариациями (Lorenz, 1943; Miller, 1950; Tinbergen, 1951; Mayr, 1958, 1968, 1974).

Напомним, что еще Ч. Дарвин (1907) ясно, хотя и не очень охотно, признавал регулирующую роль функции в структурной эволюции. Он указывал как на возможность приобретения новых привычек на основе «старой» структурной организации, так и на возможность постепенного изменения естественным отбором строения органа вследствие постепенного изменения его функции.

Одним из лучших индикаторов отношения к проблеме структура—функция служит явление редукции органов. И здесь Ч. Дарвин высказывается вполне определенно. «Неупотребление органа, — отмечал Ч. Дарвин (1907, т. I, стр. 405), — является главным агентом в том, что орган делается зачаточным». Но более того, именно явления редукции вынудили Ч. Дарвина к признанию, что «неупотребление органов ведет к их уменьшению, и результаты неупотребления могут передаваться наследственно»

(там же, стр. 405). Без современных знаний о механизме наследования такие представления неизбежно вели в те времена к ламаркизму.

Основная трудность для Ч. Дарвина (да и для многих последующих эволюционистов) как раз и состояла в том, что, справедливо отрицая в принципе возможность «прямого» наследования, они не могли, тем не менее, обойти молчанием тот фундаментальный факт, что большинство структурных признаков органических форм обнаруживают явную и тесную корреляцию именно со способами функционирования этих структур, с теми или другими особенностями образа жизни организмов и только уже через посредство этих последних — с условиями существования.

В 1875 г. Дорн сформулировал принцип смены функций в эволюции, сущность которого сводится к тому, что вследствие смены функций, носителем которых является один и тот же орган, происходит изменение и самого органа. Смена функций является таким образом источником побудительных причин для изменения структуры. По сути дела все другие принципы, отражающие взаимоотношение функции и структуры в эволюции (Plate, 1913, 1924; Северцов, 1949; Федотов, 1940, 1955, и др.), являются необходимой конкретизацией более общего принципа смены функций, покоящегося на свойстве мультифункциональности структуры. Этот вопрос оказывается далеко не простым и имеет не только терминологическое значение. Биологи долгое время уделяли внимание почти исключительно метаболическому аспекту функциональной активности организмов, что было обусловлено, естественно, прежде всего требованиями практической жизни. Приведем по этому поводу принципиально важное высказывание А. Н. Северцова (1949, стр. 266): «Морфологическое изменение какого-либо органа имеет для вида значение лишь постольку, поскольку оно является усовершенствованием функции этого органа и поскольку обусловливает собою выживание организма в борьбе за существование и биологическое процветание вида. . .».

При рассмотрении некоторых частных вопросов, например, при обсуждении явлений редукции А. Н. Северцов (1949, стр. 337—345, 491, 493) еще более определенно и конкретно говорит о важнейшей роли функции в эволюционном преобразовании структуры. Рассматривая вопрос о редукции в результате смены функций, А. Н. Северцов (1949) замечает, что при смене функций главная функция органа предков замещается у потомков одной из прогрессивно развившихся второстепенных функций того же органа. Эта функция постепенно становится главной, а прежняя главная функция редуцируется, при этом редуцируются и те части органа, которые связаны с прежней главной функцией. Таким именно образом, констатирует А. Н. Северцов, конечности наземных млекопитающих, приспособленные для ходьбы по суше, превратились в ласты водных млекопитающих. Как считает Дорн (Dohrn, 1875), это случилось потому, что у предков ластоногих, сирен и китов, живших по берегам водоемов, прогрессивно развилась второстепенная функция плавания, которая, будучи вначале равноценной главной функции, впоследствии сама сделалась главной функцией водных млекопитающих. У тех форм, у которых функция плавания стала главной функцией, части конечностей, приспособленные для ходьбы, начали редуцироваться. К сожалению, эти представления не нашли столь же ясного выражения при общем обсуждении способов и факторов филогенетических преобразований органов. Но также очевидно, что здесь речь идет не о физиологических функциях, обусловленных метаболизмом.

Научный термин «функция» происходит от латинского слова «functio», что означает «выполнение». Следовательно, под функцией понимают проявление жизнедеятельности животных или растительных организмов, их органов, тканей и клеток (БСЭ, т. 45, стр. 644). Понятие биологической функции теснейшим образом связано с понятием метаболических процессов, оно опирается на них, но не сводится к этим последним. Кроме

метаболических акций биологические функции включают в себя и другие действия, также способствующие поддержанию жизни особи, как, например, движения — сложные механические действия организмов, основанные на их физиолого-биохимической деятельности. Движения включают два вида действий: изменения ориентации и перемещения в пространстве, или, иначе говоря, локомоции (Детьер, Стелар, 1967). Можно, по-видимому, различать при этом функциональность активную, выполняемую за счет энергетических ресурсов самого действующего организма, и пассивную — выполняемую за счет энергии, поступающей извне (ветер, вода, другие организмы).

В одной из последних работ И. И. Шмальгаузен (1958) подчеркнул, что эволюция, т. е. процесс исторического развития организмов, протекает закономерно на уровне популяций и является автоматически регулируемым процессом. Любой автоматически регулируемый процесс состоит, как известно, из двух частей: регулируемого объекта и регулятора, которые соединены между собой линиями связи, передающими информационные сигналы от регулятора и обратную информацию о состоянии объекта к регулятору (Эшби, 1959). Очень важно обратить при этом внимание на то, что информация есть не материальная сущность, а способ описания взаимодействия (Тростников, 1970).

И. И. Шмальгаузен (1958) рассматривает естественный отбор в качестве основного регулирующего механизма эволюции, но указывает при этом, что генетическая теория естественного отбора не дает полного объяснения всего эволюционного процесса. Он отмечает, что для дальнейшего изучения процессов контроля и регуляции в эволюции нужны новые понятия, во-первых, отражающие активную роль организма не только в своих жизненных проявлениях, но и в эволюции и, во-вторых, хорошо ограниченные и доступные точному исследованию. Фенотип и специфические формы активности каждой особи, как разнообразные выражения ее жизнедеятельности в определенной обстановке, являются, по И. И. Шмальгаузену, средством передачи обратной информации от популяции к биогеоценозу. Важное информативное значение обратных связей в регулируемых эволюирующих системах широко признается сегодня всеми биологами. Нужно подчеркнуть, что в роли агентов, т. е. сигналов-информаторов, выступают именно разнообразные формы активных проявлений жизнедеятельности.

Майр (1968) исключительно высоко оценил роль поведения в морфологической эволюции животных. «Переход в новую нишу или адаптивную зону, — пишет Майр (1968, стр. 478), — почти всегда начинается с изменения поведения. Другие приспособления к новой нише, в частности структурные, приобретаются вторично. . . Только что происшедшие переходы в новые экологические ниши сначала не влекут за собой структурных изменений. Но как только развивается новый образ жизни, он рано или поздно подкрепляется соответствующим изменением структуры».

Огромная роль поведения в эволюции проявляется, по мнению К. Э. Фабри (1967), в том, что по существу всякое приспособление организма в среде реализуется в конечном итоге через поведение. Именно во внешней активности, в поведении находят свое совместное, комплексное проявление все физические, химические и физиологические процессы, совершающиеся в организме.

На примере эволюции паразитных покрытосеменных растений можно показать, что и в мире растений эволюционные морфологические преобразования происходят вслед и в соответствии с изменяющимся образом жизни, с изменяющимся поведением (Терёхин, 1968а, 1968б, 1972, 1973; Терёхин, Никитичева, 1968; Терёхин, Камелина, 1979).

Понятие «образ жизни» и зоологи и ботаники широко используют в своих работах. Однако если у зоологов это понятие включает ту или иную

совокупность поведенческих актов (Вагнер, 1910; Майр, 1968), то у ботаников обычно бывает весьма трудно выяснить, что скрывается за обобщающим выражением «образ жизни». Высокая роль поведения в эволюции, признаваемая зоологами, все возрастающий объем исследований в области зоологической этологии — достаточное, на наш взгляд, основание для того, чтобы попытаться выяснить возможность использования этого весьма результативного понятия в ботанике.

Что же такое поведение животного? Прямого и простого ответа на этот вопрос нет, считает один из основоположников современной этологии Тинберген (1969). Грубо говоря, поведение — это движения животных. В поведение следует включить и движения, когда животные едят, спариваются и даже дышат. Наконец, поведение может характеризоваться и неподвижностью животного. В целом Тинберген склонен называть поведением самые разнообразные движения или их изменения. В том числе и полную неподвижность — короче говоря, все внешние характеристики движения. Ферпланк (Verplanck, 1957) считает поведением весь комплекс видимой, регистрируемой или измеримой деятельности живых животных, такой как скелетные движения, движения посредством поперечно-полосатых или гладких мускулов, издавание звуков, выделения электрических органов, движения ресничек, сжатие или расширение хроматофор, раздражения, железистая секреция и изменения в химии тела (включая те, которые продуцируют люминесценцию) в той его мере, в какой они имеют отношение к общению животного с его средой. Ферпланк считает, таким образом, поведением все, что животное делает; любую часть деятельности животного в вышеприведенном смысле, которая может быть опознана в повторении и классифицирована наблюдателем. Однако для большинства зоологов-этологов характерно почти полное отождествление движений и поведения (Jennings, 1931; Лёб, 1924; Дембовский, 1959; Manning, 1967, и др.). Менинг (Manning, 1967) отмечает вместе с тем, что далеко не все биологи склонны рассматривать в качестве поведения простейшие рефлекторные движения.

Выявление четких границ понятия «поведение» — задача необычайно трудная. Некоторые исследователи пытаются найти выход в том, чтобы понимать под поведением «внешние проявления жизнедеятельности» (Боровских, 1936) или «ответ живого вещества на некоторые формы стимулов, хотя ответ может быть подвержен значительным изменениям» (Cloudsley-Thompson, 1960). Другие ученые признают более или менее открыто полнейшую невозможность дать сколько-нибудь приемлемое определение понятию «поведение» на настоящем этапе развития биологии (Simpson, 1958a; Manning, 1967). Менинг (Manning, 1967, стр. 2) отмечает, что «хотя термин и не может быть определен удовлетворительно, но его общий смысл будет ясен из его использования». Эшби (1959, 1964) рассмотрел проблему поведения живых систем с позиций кибернетика и пришел к заключению, что рефлекторное поведение животных представляет собой вид качественных преобразований системы, понимая под преобразованием переход системы из одного состояния в другое; при этом последовательность состояний и временные интервалы между ними определяют линию поведения. Еще более ясно выразил эту мысль Н. В. Амосов (1969, стр. 7): «элементы, объединенные связями так, чтобы вместе выполнить определенную функцию, мы называем системой. Действия системы, процесс выполнения функций, достижение цели — поведением».

Эшби (1959) считает, что и сама кибернетика — это собственно наука «о способах поведения». Несомненно, Эшби трактует поведение слишком широко; с другой стороны, отождествление понятий «движение» и «поведение», на наш взгляд, также малоприемлемо. Важно отметить, при этом, что этологи изучают не движения сами по себе, а системы, способы взаимодействия, осуществляемые в целях питания, самосохранения или репро-

дукции. Именно поэтому Менинг (Manning, 1967) сомневается в возможности рассматривать в качестве поведения отдельные движения.

В процессе развития этологии будет происходить постепенное уточнение сущности и объема понятия «поведение», но уже сейчас ясна важность двух обстоятельств, участвующих в формировании правильного представления о том, что такое поведение. Во-первых, становится более понятным огромное значение целесообразности поведения, т. е. становится понятной необходимость эволюционного подхода к выяснению сущности поведения. Детьер и Стеллар (1967) пришли к заключению, что основным свойством поведенческих акций, отличающих их от движения неживых субстанций, является целесообразность поведения, поскольку действия животных направлены на то, чтобы сохранять свою жизнь и получить потомство, и поскольку непрерывность существования организма и вида зависит от эффективности действий индивидуума. Во-вторых, следует отметить высокую степень информативности поведения. И в этой связи важен (что отметил уже Эшби) способ осуществления поведенческой акции (т. е. ритм, последовательность, время и все иные характеристики деятельности организма).

Учитывая все вышеизложенное, нам представляется, что было бы полезным понимать под поведением организма способ выполнения им функций, понимая под функциями целесообразные реакции организма, осуществляемые в ответ на действие внешних или внутренних факторов. Разумеется, важно сознавать, к чему (к какой системе) должно быть отнесено поведение, поскольку в определенном смысле поведением обладают и живые организмы и машины. Иначе говоря, всегда нужно иметь в виду уровень и род действующей системы.

Этологи-зоологи различают сегодня в поведении стереотипные (врожденные) и приобретенные его формы. К стереотипным формам поведения относят таксисы (ориентацию или свободное движение организмов по отношению к стимулу), рефлексы и инстинкты (Детьер, Стеллар, 1967). В соответствии с задачами, решаемыми организмом, различают пищевое, защитное и репродуктивное поведение. Зоологи признают наличие простейших форм врожденного поведения (таксисов, рефлексов) у низших животных организмов, многоклеточных и одноклеточных, обладающих слабодифференцированной нервной системой или вовсе не имеющих таковой, таких, например, как амебы, инфузории, трубачи, сувойки, гидры и т. д. (Вагнер, 1910; Jennings, 1931; Детьер, Стеллар, 1967; Lenchoff 1968; Тинберген, 1969, и др.). С появлением развитой нервной ткани связывается сегодня не само поведение в целом, а его развитые, более сложные, высшие формы. На каждом новом уровне развития живых существ возникают новые, более сложные формы поведения. Они вначале накладываются на более простые его формы и со временем замещают их. Ошибочно было бы пытаться объяснить поведение относительно простых организмов с помощью терминов, обозначающих сложные формы поведения, и наоборот. Ленхоф (Lenchoff, 1968) заметил, что сравнительно тонкая граница между поведением и физиологией (имеется, очевидно, в виду «метаболическая физиология», — *Э. Т.*) в случае низших позвоночных становится еще тоньше.

Естественно, что у растений, не обладающих специализированной нервной тканью, a priory можно рассчитывать на обнаружение только сравнительно простых форм поведения. Лёб (1924, стр. 4), автор теории тропизмов, счел возможным вполне определенно заявить, что «. . .растения обнаруживают те же самые тропизмы как и животные». Бюннинг (Bunning, 1959) отмечает, что физиология процессов раздражения и движения у растений в общем проще, чем у животных. Доминирующий механизм движений у животных — мышечный (но наряду с этим зоологи различают у животных также амебоидные, жгутиковые и ресничные типы движений). У растений доминируют движения посредством роста и изменения тургора. Можно думать, что эти различия обусловлены необходимостью

быстрых реакций у животных. У растений движения происходят обычно в очень и очень замедленном темпе. Они, однако, все-таки происходят.

В одной из недавних статей (Терёхин, 1972а) мы подробно обсудили многие примеры активных движений у растений. Основной вывод, который следует из наших рассуждений, тот, что растения в полной мере способны к осуществлению активных, направленных и повторяемых (обратимых) действий, необходимых для поддержания жизни и осуществления репродукции. И, таким образом, растения в той же мере, что и животные поддаются этологическому анализу.

Признавая возможность этологического анализа жизнедеятельности растений, мы подходим вплотную тем самым к обсуждению вопроса о взаимоотношении поведенческого (функционального — в информативном смысле) и структурного аспектов организации в эволюции растений. Чтобы определенно выявить взаимосвязь этих элементов в эволюции, мы должны найти такой ряд эволюционных изменений, который характеризовался бы проявлением «расслоения» функции и структуры. Именно такие ряды мы обнаруживаем при исследовании эволюции паразитных покрытосеменных. Для этих рядов характерно положение, когда автотрофные растения уже перешли к чужеядному способу питания, но их структурная организация во всех основных своих особенностях идентична организации автотрофных растений. Дальнейшее соотношение функции и структуры в эволюции (речь идет о надклеточном уровне организации) отчетливо прослеживается на примере эволюции зародышей паразитных Норичниковых. Данные табл. 8 ясно свидетельствуют о том, что структурная редукция зародышей паразитных Норичниковых на несколько порядков поколений отстает от функциональных изменений, обусловленных переходом к чужеядному питанию. Это соотношение характерно и для других групп паразитных покрытосеменных. Четкая корреляция между способом перехода паразитных растений к чужеядности и особенностями редукции их зародышей и способами их послесеменного развития очевидным образом свидетельствует о взаимосвязи между способами чужеядности и особенностями эволюционных изменений морфологической организации. Отсюда следует единственно возможный вывод, что функциональные (поведенческие) преобразования могут регулировать в эволюции паразитных покрытосеменных растений направление преобразований структурных.

ПАРАЗИТИЗМ И МОРФОФУНКЦИОНАЛЬНЫЙ РЕГРЕСС

Изучение паразитизма теснейшим образом связано с разработкой представлений о регрессивных явлениях в органической эволюции (Северцов, 1939, 1949; Тахтаджян, 1951, 1954, 1964; Завадский, 1967, 1968; Молевич, 1967, 1969, и др.).

Важнейшее значение для теории эволюции имело разграничение А. Н. Северцовым понятий «биологический прогресс» и «морфофизиологический прогресс». Это разделение было поддержано многими биологами и в том числе отечественными ботаниками-эволюционистами — А. Л. Тахтаджяном (1951, 1954, 1966), А. И. Толмачевым (1951), К. М. Завадским (1958, 1961, 1967) и др.

А. Н. Северцов (1949) выделял, как известно, четыре основных направления морфофизиологических эволюционных преобразований, посредством которых достигается биологический прогресс: морфофизиологический прогресс (ароморфоз), идиоадаптивную эволюцию, ценогенетические преобразования и общую дегенерацию. Было, однако, показано (Толмачев, 1951), что выделение ценогенезов в качестве особого направления морфофизиологических эволюционных преобразований не является достаточно оправданным в отношении мира растений. А. Л. Тахтаджян (1966) различает у растений три основных формы (направления) морфофизиологической

эволюции: арогенез (морфофизиологический прогресс), специализацию и общую дегенерацию.

Одним из основных вопросов при определении общего направления происходящих морфофункциональных изменений является вопрос о критериях, которые должны быть использованы при анализе фактического материала. А. Н. Северцов (1949) отмечал, что выяснить направления происходящих в организме изменений можно лишь из сравнения изменений, происходящих в разных его частях или органах. «. . .Если некоторые части организма изменились прогрессивно, а другие регрессивно, — указывал А. Н. Северцов (1949, стр. 196, 197), — то вопрос о том, в каком направлении произошло общее изменение организации, может быть решен только на основании сопоставления прогрессивных и регрессивных изменений друг с другом; вопрос о направлении изменения всего организма можно решить только учитывая интенсификацию функций и повышение их сложности и разнообразия в организме как в целом или, что то же, учитывая происшедший при этом общий подъем жизнедеятельности организма».

Очевидно, что общий подъем жизнедеятельности организма не может служить здесь достаточно надежным критерием, поскольку представление о нем оказывается в большой мере субъективным. Более реальной и объективной оказывается возможность сравнения интенсификации функций и уровней их сложности и разнообразия в организме. Однако универсальное использование этого критерия без выяснения вопроса о том, в отношении каких эктогенетических факторов происходят регистрируемые изменения, может привести к абсурдным (с точки зрения теории А. Н. Северцова) результатам.

Так, при сравнении автотрофных и слабоспециализированных паразитных растений в сем. Норичниковых оказывается, что паразитные растения несколько превосходят растения автотрофные по уровню сложности (разнообразия) организации. Паразиты имеют все органы и функции, свойственные автотрофным родственникам (фотосинтезирующий аппарат, корневую систему, органы полового воспроизведения и т. п.), но кроме того — гаусториальный аппарат чужеядного питания. Таким образом оказывается, что у цветковых растений при переходе к паразитному образу жизни произошел общий подъем жизнедеятельности.

Дальнейшее приспособление цветковых растений к чужеядному образу жизни влечет за собой значительные редукционные явления: редуцируется корневая система, фотосинтезирующий аппарат, некоторые эмбриональные и репродуктивные органы. Но вместе с тем весьма значительно развивается система гаусториального питания и резко повышается семенная продуктивность. При сравнении высокоспециализированных паразитных цветковых растений с растениями автотрофными или со слабоспециализированными формами оказывается, что у нас столько же оснований говорить о регрессивных изменениях в организации растений-паразитов, сколько и о прогрессивных, если понимать прогресс как приспособление к новому, чужеядному образу жизни.

Уже самому Северцову были ясны значительные трудности количественного подхода к определению «направления» морфофункциональной эволюции. «Можно считать установленным, — отмечал А. Н. Северцов (1949, стр. 241), — что у дегенерированных форм редукция активных органов вполне компенсируется биологически прогрессивными изменениями, наступившими в других органах и в первую очередь в половых органах и органах защиты; она компенсируется также развитием значительного числа биологически важных ценогенезов у эмбрионов и у личинок и увеличением численности потомства. . . Атрофия активных органов у паразитов и у сидячих форм является не самостоятельным процессом, а лишь результатом прогрессивного развития целого ряда других органов, функции которых заменили собою функции вышеупомянутых активных

органов. . . Самое характерное для эволюции дегенерировавших форм заключается, конечно, в прогрессивном развитии. . . половой системы и различного рода ценогенезов, ибо именно это обусловило их победу в борьбе за существование. С равным правом мы могли бы поэтому заменить наш подзаголовок: „Направление общей дегенерации“ подзаголовком: „Направление прогрессивной эволюции половых и пищеварительных органов, органов пассивной защиты и т. д.“, мы сохраняем, однако, „ходячее“ название потому, что оно короче и удобнее, а также потому, что мы употребляли его уже и раньше».

Нам представляется, что затруднения при определении направления морфофункциональной эволюции обусловлены прежде всего тем, что А. Н. Северцов не уделил здесь должного внимания качественным изменениям функциональной активности, происходящим в эволюции паразитных и сидячих форм жизни. Очевидно, что разнообразие структурных эволюционных преобразований организмов отражает прежде всего именно качественные изменения в функциональной активности, изменения в характере жизнедеятельности. Можно, по-видимому, сказать, что насколько количественные изменения в уровне функциональной активности оказываются важными в соревновании сходно организованных особей, настолько же качественные изменения в образе жизни (а затем и в строении) важны в более кардинальных эволюционных изменениях (Lorenz, 1943; Miller, 1950; Tinbergen, 1951; Pittendrigh, 1958; Mayr, 1958, 1960, 1968, и др.).

Адаптивность эволюционного процесса предполагает существование эктогенетических факторов в эволюции. Следовательно, адаптации, те или иные особенности функциональной и морфологической организации, обеспечивающие существование и воспроизведение особи, популяции, вида, должны быть каким-либо образом и в какой-либо мере адекватны (соответственны) этим эктогенетическим факторам эволюции. Критерии эволюционных изменений должны учитывать, вероятно, не только свойства и характер самой биологической организации индивидуума или популяции, но и особенности эктогенетических факторов, обусловливающих морфофункциональные эволюционные изменения.

В эволюции автотрофных и паразитных растений происходит приспособление к двум различным способам существования, складывается различный образ жизни в целом. Очень важно учесть, что в эволюции покрытосеменных паразитов происходит не только деградация автотрофного существования и обеспечивающих его структур, но главным образом приспособление к новому, чужеядному способу осуществления жизни. При определении направления происходящих эволюционных преобразований было бы в корне неверным не учитывать это важнейшее обстоятельство.

У паразитных цветковых растений происходит собственно не упрощение, а преобразование организации. У них сохраняются в полной мере основные функции питания, репродукции и самосохранения и обеспечивающие их структуры, но происходит преобразование этих структур в направлении приспособления к новой экологической нише — чужеядному питанию. Метаморфоз в онтогенезе специализированных паразитных покрытосеменных (Терёхин, 1968б; Терёхин, Никитичева, 1968) — свидетельство усложнения, а не упрощения организации. Исключительно высокая интенсивность производства семян у высокоспециализированных паразитных форм Заразиховых, Баланофоровых, Вертляницевых или Орхидных свидетельствует о повышении уровня жизнедеятельности, а не о его снижении.

На месте редуцированной корневой системы у паразитов развивается сложный гаусториальный аппарат с системой химической сигнализации начала и направления развития. Поведенческие акции повилик при отыскании растений-хозяев и их освоении напоминают скорее сложные инстинкты животных, нежели относительно более простые действия автотрофных

цветковых растений, из среды которых эти повилики произошли. О высоких организационных возможностях паразитных покрытосеменных растений свидетельствуют и сложнейшие явления так называемого изофазного развития паразита и хозяина (Kuijt, 1960, 1969, и др.).

В животном мире также известны случаи, когда паразитные организмы оказываются более сложно организованными, чем их непаразитные родственные формы. Например, паразитные кишечные инфузории из отряда Entodiniomorpha принадлежат к числу наиболее сложно организованных инфузорий, у которых пищеварительный аппарат и другие органоиды обнаруживают отчетливое усложнение по сравнению с родственными непаразитными формами (Догель и др., 1962).

Таким образом, для определения направления морфофункциональной эволюции паразитных цветковых растений как эволюции в направлении «общей дегенерации», по-видимому, не имеется сколько-нибудь серьезных оснований.

Существуют еще и экологические доводы в пользу признания «общей дегенерации» как особого способа (направления) морфофункциональной эволюции. А. Л. Тахтаджян (1964, стр. 24) считает, например, что «в тех случаях, когда упрощение условий достигает крайних пределов, организм подвергается общему регрессу, общей дегенерации, ибо чем проще становятся условия существования для организма, тем более упрощается и сама организация». С последним нельзя не согласиться, однако никому еще не удалось сколько-нибудь убедительно аргументировать упрощение среды у паразитных организмов. Переход автотрофного организма к чужеядности означает перенос центра тяжести во взаимоотношениях организм—среда из сферы более абиотической в сферу более биотическую и не более того. Сам по себе такой переход не свидетельствует об упрощении новых условий существования. Напротив, повышение интенсивности воспроизводства семян большинством специализированных паразитных растений свидетельствует скорее о возрастании напряженности в паразитной среде в борьбе за существование, нежели о ее снижении. Если верна зависимость сложности организации особи от сложности среды ее обитания, как это предполагает А. Л. Тахтаджян, то, изучив организацию паразитных растений, мы не можем сделать вывод об упрощении среды их существования в сравнении со средой существования у непаразитных автотрофных растений.

Шеппард (1970), рассматривая вопрос о взаимодействии условий существования и способов размножения, отмечает, что инбридинг не может обеспечить надежного приспособления к резким и быстрым изменениям среды, такое приспособление обеспечивают только системы перекрестного оплодотворения, вырабатывающие сбалансированную полигенную генетическую систему на гетерозиготном уровне. Вот почему даже растения, вполне утратившие способность к оплодотворению, морфогенетически «удерживают» цветок. Наличие кроссбридинга даже у наиболее специализированных паразитных растений также свидетельствует определенным образом о том, что и при переходе к паразитизму условия существования остаются достаточно сложными; сохраняется, таким образом, необходимость поддержания сбалансированных полигенных систем на гетерозиготном уровне. Отсюда следует, что и с точки зрения экологической и генетической паразитные покрытосеменные не являются деградирующей группой.

Мы считаем, что для определения морфофункциональной эволюции паразитных форм как «общей дегенерации» нет ни морфологических, ни функциональных, ни экологических, ни генетических оснований. Все изложенное ясно говорит, как нам кажется, в пользу понимания эволюции паразитных организмов как прогресса для ограниченных целей в отношении определенных факторов — паразитного образа жизни.

В процессе структурной эволюции паразитных цветковых растений происходит приспособление к новому способу функциональной актив-

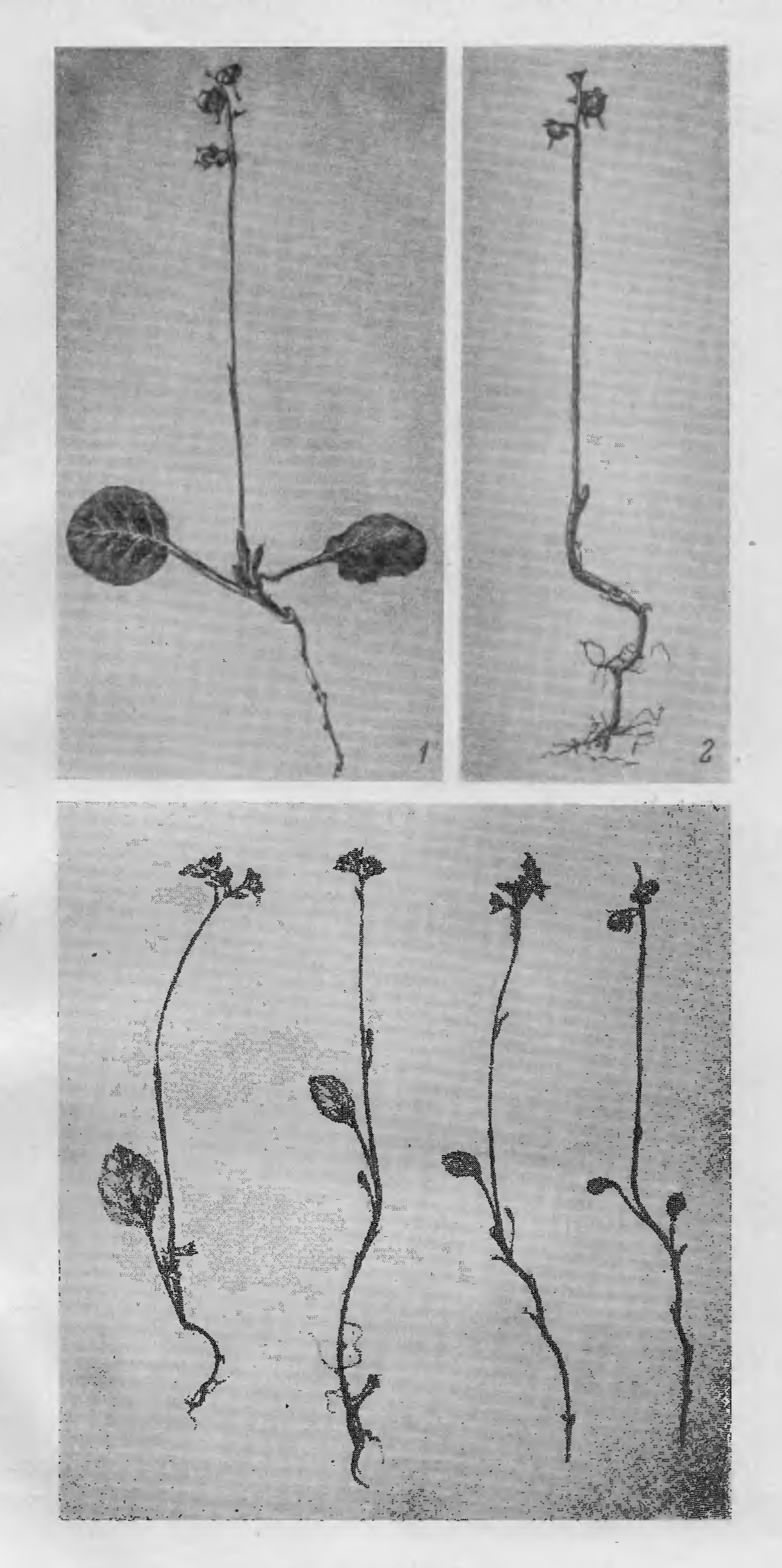


ТАБЛИЦА I

Редукция листьев и фотосинтезирующего аппарата у *Pyrola subaphylla* (сем. *Pyrolaceae*).

1 — побег с развитыми зелеными листьями; *2* — побег с бесхлорофилльными чешуями вместо листьев; *3* — вариабельность развития листового аппарата у представителей одной популяции.



ТАБЛИЦА II

Габитус некоторых представителей ксенопаразитных цветковых.

1 — Rhynchocorys orientalis; 2 — Tozzia alpina; 3 — Orobanche pallidiflora; 4 — Cynomorium songaricum.

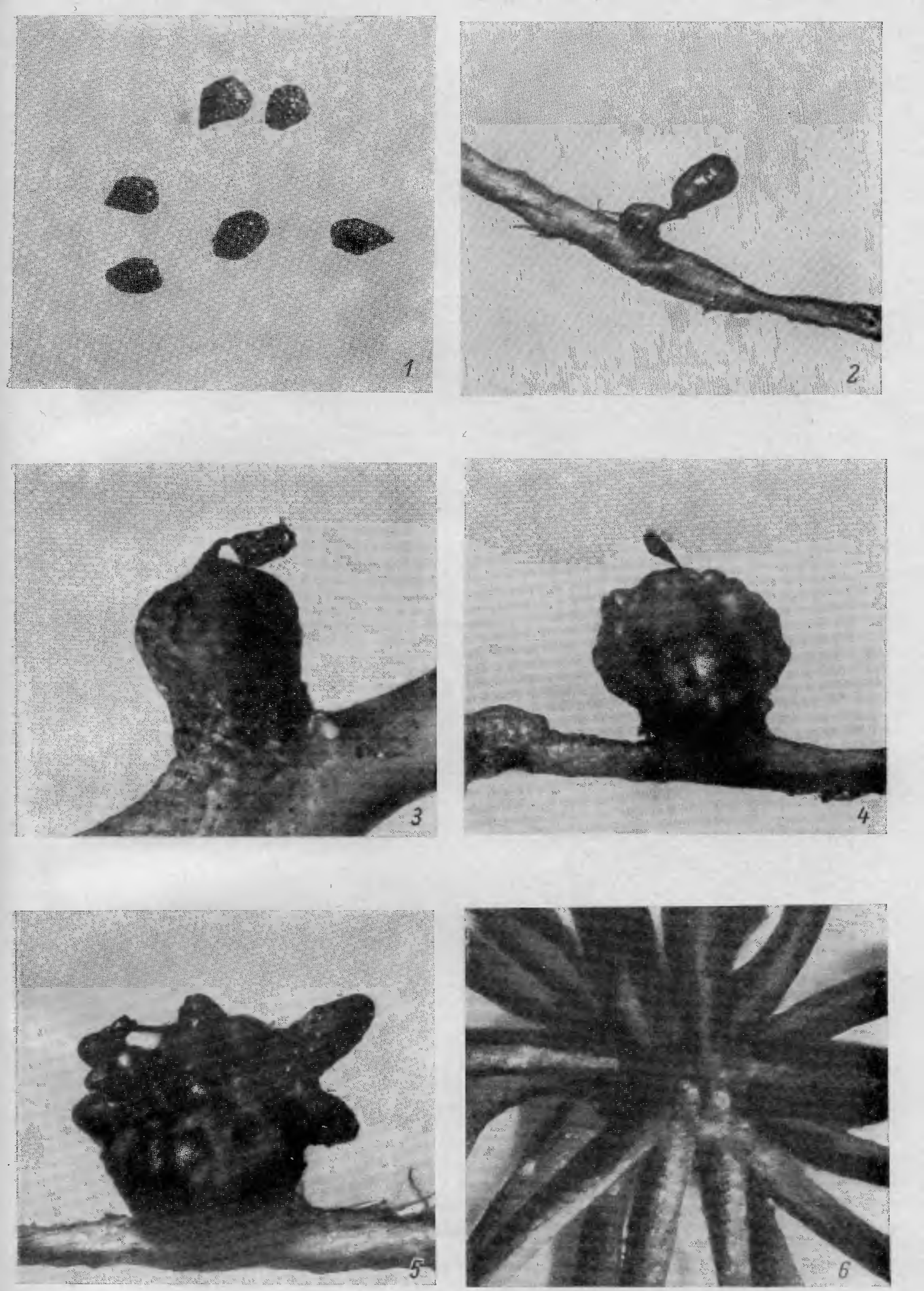


ТАБЛИЦА III

Прорастание семян *Orobanche crenata* (сем. *Orobanchaceae*) на корнях растения-хозяина *Vicia faba*.

1 — семена *O. crenata* (ув. 1×10); *2* — контакт базальной части проростка паразита с корнем хозяина; *3*, *4* — образование «клубенька» и начало отмирания апикальной области проростка паразита; *5* — начало образования вторичных протосом; *6* — развитие вторичных протосом.

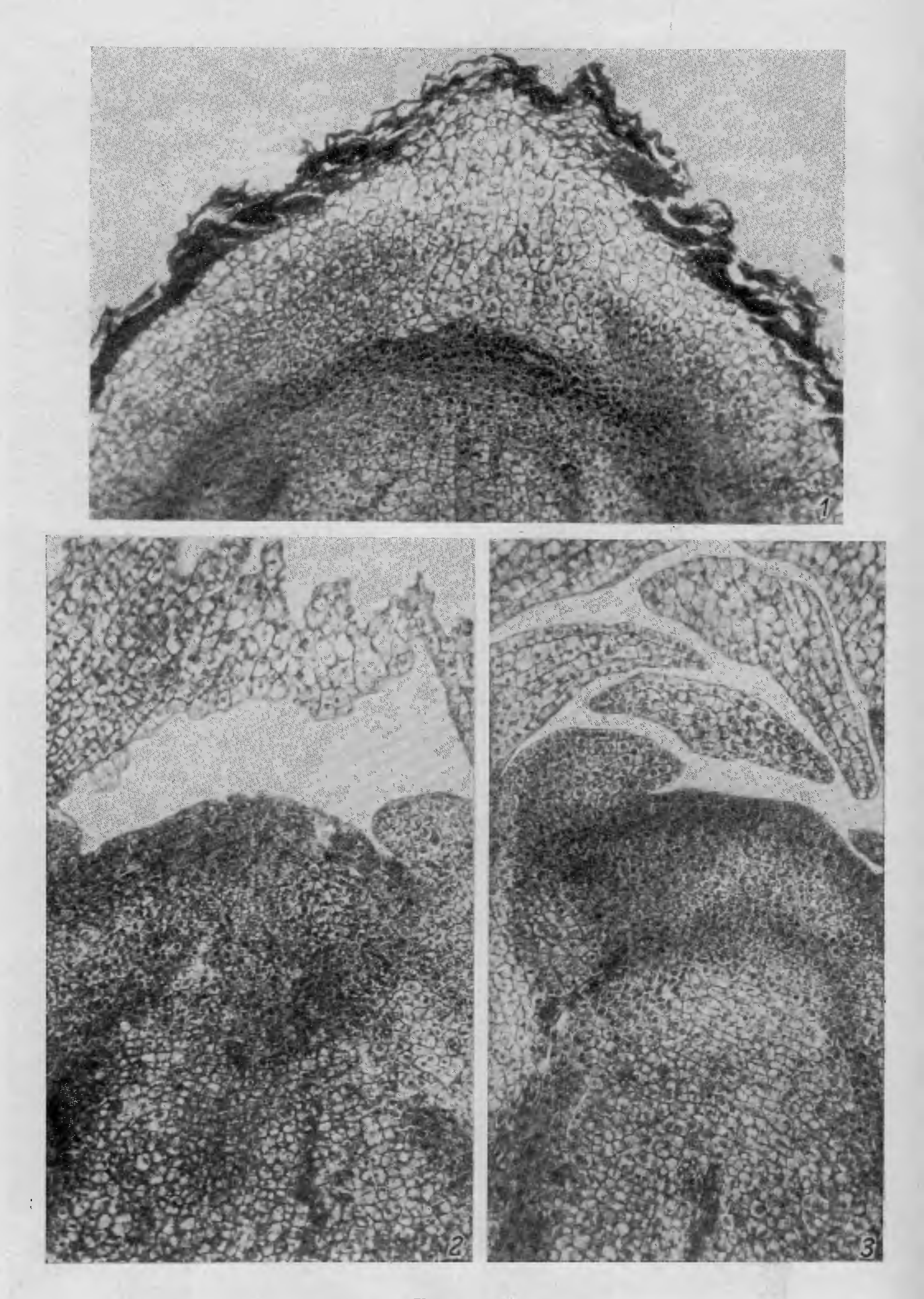


ТАБЛИЦА IV

Послесеменное развитие *Cynomorium songaricum* (сем. *Cynomoriaceae*); основные этапы эндогенного заложения и развития генеративного побега.

1 — формирование очага меристематической ткани; *2* — дифференциация апекса и первых чешуй; *3* — сформированный апекс.









ТАБЛИЦА V

Габитус некоторых представителей аллелопаразитных цветковых.

1 — Orthilia secunda и *Pyrola rotundifolia*; *2 — Hypopitys monotropa*; *3 — Monotropa uniflora*; *4 — Neottia nidus-avis.*

ности, обусловленному чужеядностью (Терёхин, 1968б; Терёхин, Никитичева, 1968; Терёхин, Камелина, 1969). При этом происходит в сущности переспециализация, перемена образа жизни и соответствующих структурных приспособлений. Этого достаточно для объяснения широких редукционных явлений без привлечения представлений об общей дегенерации как таковой.

В этой связи интересно вспомнить о доктрине Копа, согласно которой специализация может быть понята (и обычно понимается) как утрата «широких», «универсальных» приспособлений и приобретение «узких» более «односторонних» адаптаций. Специализация ведет таким образом как будто бы к эволюционному тупику (Завадский, 1958; Яблоков, 1968, и др.). Однако А. Л. Тахтаджян (1966) указывал на возможность в некоторых случаях «переспециализации» узкоспециализированных организмов, а Майр (1968) пришел к выводу, что закон Копа не имеет общего значения. Интересно в этой связи обсудить один из наиболее ярких примеров функциональной специализации, которая как раз и выглядит как постепенное «суживание» условий существования и приспособлений к ним — приспособление паразитов к кругу растений-хозяев. Данные настоящего исследования и литературные материалы показывают, что такое понимание эволюции паразитных организмов далеко не всегда является правильным. Действительно, в некоторых случаях, на некоторых отрезках эволюционного пути, можно наблюдать очевидную корреляцию между морфофункциональной специализацией паразитных организмов и сужением круга их хозяев. Однако эти явления не всеобщи и не распространяются, по-видимому, на весь период специализации.

Хотя тенденция к сужению круга растений-хозяев часто является необходимым этапом специализации к паразитизму (например, зеленые паразиты из сем. Норичниковых), существует, по-видимому, и возможность «ухода» из крайне специализированного состояния посредством образования физиологических рас, что хорошо прослеживается при образовании полиморфных видов (Терёхин, Иванова, 1965). Существование высокоспециализированных полиморфных видов паразитных организмов говорит против представления о фатальном сужении их пищевой специализации. Об этом же свидетельствует и развитие системы физиологических рас в сущности во всех группах высокоспециализированных паразитных покрытосеменных растений.

Небезынтересно в этой связи упомянуть недавние работы Е. Ф. Молевича (1967, 1969), также выступившего против понимания эволюции паразитных организмов как антитезы арогенного пути эволюции. Согласно взглядам Молевича (1969), регресс должен быть понят как экологическое явление приспособления к узким и постоянным факторам среды. При этом Молевич отмечает тождественность генетических механизмов прогрессивных и регрессивных преобразований и отсутствие их однозначной зависимости от явлений морфологического усложнения или упрощения. С нашей точки зрения, взгляды Молевича представляют собой попытку идентификации понятий «общий регресс» и «специализация», и в этом отношении мы вполне разделяем его идеи. Однако экологические и генетические определения регресса Е. Ф. Молевичем и попытка выйти из конфликта понятий «усложнение—прогресс», «упрощение—регресс», на наш взгляд, не вполне логичны, поскольку его выводы опираются на такие весьма неопределенные понятия, как «сокращение среды», «падение эволюционной пластичности» и т. п. В целом же попытка Молевича логическими средствами вывести представление о регрессе из рамок обычных противопоставлений этого явления явлениям прогрессивным кажется нам вполне оправданной.

В заключение мы хотели бы отметить следующее. В отношении характера эволюционных преобразований в системе автотрофные растения—паразит-

ные растения правильнее говорить, по-видимому, о переспециализации, а не о переходе от специализации к общей дегенерации.

Критерии эволюционных морфофизиологических преобразований не могут и, вероятно, не должны быть основаны только на признаках организации эволюирующих существ, без указания, в отношении каких эктогенетических факторов происходят эволюционные преобразования. Иначе говоря, употребление понятий «прогресс» и «специализация» без указания, в отношении каких факторов протекают эти процессы, представляется нам неправильным.

Возможно, что объективным критерием уровня и направления эволюционных преобразований сможет служить понятие целесообразности организации с непременным указанием факторов, в отношении которых это понятие употребляется. В этом вопросе мы обнаруживаем определенное сходство наших представлений с концепцией биотехнического прогресса Франца (Franz, 1935).

Наши данные свидетельствуют о том, что направление эволюционных преобразований, обусловленное приспособлением к паразитизму, является направлением прогрессивным. При этом наиболее обычным процессом является процесс переспециализации организмов. Представления об общем регрессе морфофизиологической организации при переходе к паразитному образу жизни не соответствуют фактам.

Заключение

Направления, формы, способы и причины эволюционных структурных преобразований паразитных цветковых растений могут быть правильно поняты и объективно описаны только в результате сопряженного анализа их структурной организации и образа жизни.

Явления, объединяемые общим термином «паразитизм», отражают сложный эволюционный процесс, в основе которого лежит чужеядность (фагобиоз), понимаемая прежде всего как этологическое действие. Эволюционное закрепление чужеядности приводит к паразитным симбиозам, осуществляемым на уровне индивидуальных контактов паразита и хозяина. Паразитизм — это новый образ жизни, новая экологическая ниша.

Паразитизм не может быть сведен исключительно к чужеядности, понимаемой в физиолого-биохимическом смысле. К чужеядному питанию, к паразитному образу жизни переходят цветковые растения с автотрофной морфогенетической и физиолого-биохимической организацией. При этом в первую очередь происходят изменения в источнике пищевых веществ, в способах поиска и освоения питающего субстрата и т. п. Гетеротрофия и структурные изменения развиваются у паразитных цветковых растений вслед за этологической адаптацией. Биохимические свойства и физиология метаболизма паразитных цветковых растений не могут объяснить особенностей их структурной эволюции.

Наши исследования позволяют предложить новую систему основных форм облигатных биотических отношений. При этом предлагается и новый (этологический) тест для различения явлений паразитизма и хищничества: для паразитизма характерны симбиозы, основанные на чужеядности и осуществляемые на уровне индивидуальных контактов; для хищничества — симбиозы, основанные также на чужеядности, но осуществляемые на уровне популяций.

Поскольку чужеядность (фагобиоз) может осуществляться цветковыми растениями как посредством механизмов межклеточных взаимодействий, так и в результате специфических форм фагоцитоза (внутриклеточного переваривания гиф микоризного гриба) в группу паразитных покрытосеменных растений должны быть включены помимо очевидно паразитных растений из семейств Заразиховых, Повиликовых и других, также и микотрофные растения с облигатными эндотрофными формами микориз из семейств Грушанковых, Бурманниевых, Генциановых, Орхидных, т. е. растения, ранее относимые в группу сапрофитных и полусапрофитных цветковых растений. Эта точка зрения разделяется в настоящее время многими физиологами (Костычевым, Керном, Шеде, Гойманом и др.), она была подтверждена недавно экспериментально Бьёркманом и Фурманом.

Изучение особенностей образа жизни паразитных цветковых растений из 24 полностью или частично паразитных семейств позволило нам выделить у них два типа и четыре формы паразитизма, не связанные

со степенью специализации и систематической принадлежностью растений-паразитов.

Тип ксенопаразитов характеризуется односторонней чужеядностью цветковых растений на других высших растениях, осуществляемой посредством интерцеллюлярных контактов паразита и хозяина. Тип ксенопаразитов включает две формы паразитизма, различающиеся по способам перехода к чужеядному питанию. У представителей первой формы («Orobanchaceae») переход к чужеядному питанию происходит посредством образования присосок на корнях (у слабоспециализированных растений) или на протосомах (у высокоспециализированных), развивающихся из базальной области зародыша или проэмбрио. У представителей второй формы паразитизма («Cuscutaceae») переход к чужеядному питанию осуществляется за счет образования присосок на стеблях (*Cassytha*) или на протосомах, возникающих из апикальной области зародыша (*Cuscuta*).

Тип аллелопаразитов характеризуется взаимной чужеядностью цветкового растения и его микоризного гриба. При этом чужеядность со стороны цветкового растения осуществляется посредством фагоцитоза (интрацеллюлярного переваривания гиф микоризного гриба в клетках цветкового растения). Третья и четвертая формы паразитизма, составляющие тип аллелопаразитов, представлены микотрофными паразитными симбиозами. У представителей третьей этологической формы паразитизма («Pyrolaceae») переход цветкового растения к чужеядности происходит путем фагоцитоза в клетках базальной области протосомы, развивающейся из базальной области проэмбрио, после внедрения в эту область гиф микоризного гриба. У представителей четвертой этологической формы («Orchidaceae») переход цветкового растения к чужеядности осуществляется путем фагоцитоза в клетках радикулярной области зародыша после внедрения в эту зону гиф микоризного гриба.

Принципиальные различия в способах чужеядности позволяют предположить их различное эволюционное происхождение.

В результате анализа структурных изменений у паразитных цветковых растений выявлены четыре основных способа (модуса) эволюционных морфогенетических преобразований: редукция (процесс утраты потомками структур или функций, представленных у предковых форм), амплификация (процесс приобретения потомками новых структурных или функциональных признаков, не существовавших у предков), субституция (процесс эволюционного замещения одних структур другими) и оккупация (процесс распространения структурных изменений в организме, процесс захвата изменениями все новых структур). В отмеченных выше эволюционных модусах наблюдается определенная иерархия: процессы редукции и амплификации первичны и более элементарны, процессы субституции и оккупации — более сложные модусы, основанные на явлениях аккумуляции и иных особенностях редукции и амплификации.

Представляется возможным выделить три уровня эволюционной структурной редукции: 1) цитогенную редукцию, в основе которой лежит сокращение клеточной массы той или иной ткани (вследствие уменьшения числа клеток, составляющих эту ткань); 2) гистогенную редукцию, при которой происходит полная элиминация той или иной ткани; она приводит к упрощению тканевого «ассортимента» органа; 3) органогенную редукцию, в основе которой лежат крайние формы гистогенной редукции, приводящие к элиминации того или иного органа и, следовательно, к упрощению той или иной коррелятивной системы органов.

Результаты настоящего исследования дают возможность выделить два основных направления структурной редукции: общую и дифференциальную. Уровень общей и дифференциальной редукции зародышей паразитных покрытосеменных соответствует уровню их общей специализации к паразитному существованию. В процессе общей редукции происходит общее уменьшение биомассы структуры (вследствие уменьшения числа

составляющих ее клеток). При этом пропорции между отдельными частями редуцирующейся структуры в основном остаются неизменными. В процессе дифференциальной редукции происходит дифференцированная утрата частей (элементов) редуцирующейся структуры. Этот процесс приводит к изменению соотношения частей редуцирующейся структуры. Оба направления редукции обычно проявляются вместе, сопряженно. Однако в некоторых случаях, на отдельных эволюционных этапах удается проследить их раздельное проявление. Явления общей редукции обычно происходят на цитогенном уровне редукции; гистогенный и органогенный уровни редукции представлены сопряженными явлениями общей и дифференциальной редукции.

Процесс эволюционной редукции тканей и органов во всех изученных случаях происходил путем последовательной элиминации конечных этапов развития структуры, что приводило к постепенному распространению изменений на всё более ранние стадии (процесс оккупации). Иначе говоря, эволюционная редукция тканей и органов происходила путем накопления с помощью естественного отбора терминальных мутаций в направлении аббревиации редуцирующейся структуры. При единстве способа осуществления процессов редукции у паразитных цветковых наблюдаются определенные различия в формах редукции. Обнаружена тесная взаимосвязь между формой редукции зародышей и способом перехода растений к чужеядному питанию. У паразитных покрытосеменных можно выделить четыре оригинальные формы структурной редукции зародышей.

Наши исследования показывают, что морфогенетическая эволюция паразитных покрытосеменных всегда и неизбежно приводит к установлению метаморфизованного способа онтогенетического развития высокоспециализированных растений-паразитов. Метаморфоз в онтогенезе цветковых паразитных растений — это способ морфогенетического решения конфликта между старым, автотрофным, и новым, чужеядным, способами питания спорофита.

Метаморфоз в онтогенезе паразитных цветковых растений заключается в том, что в процессе эмбриогенетического развития имеет место замена униполярного (с одной активной морфогенетической областью) способа развития зародыша биполярным развитием вегетирующего или переходящего к цветению растения. Становление биполярной организации происходит в результате вторичного заложения меристематических очагов развития (имагинальных дисков). В процессе метаморфоза наблюдается некроз соматических зон, исчерпавших свою функцию. Метаморфоз является наиболее общей тенденцией в морфогенетической эволюции спорофита этих растений.

У паразитных покрытосеменных выявлены четыре формы метаморфоза, для каждой из которых свойствен свой «рисунок» эволюционных преобразований. Четыре формы метаморфоза обнаруживают четкую взаимосвязь с четырьмя формами паразитизма.

Эволюция спорофита паразитных цветковых характеризуется общей тенденцией к сокращению внутрисеменного периода развития и смещением процессов органогенеза на послесеменной его период. В связи с этим для внутрисеменного периода эволюции зародыша более типичны процессы редукции и оккупации, для эволюции протосомы (т. е. послесеменного этапа эмбриогенеза) — процессы амплификации и субституции.

Наиболее общей особенностью эволюции эндосперма в группе паразитных покрытосеменных является его редукция; темпы редукции эндосперма обычно несколько отстают от темпов редукции зародыша, что хорошо прослеживается при сравнении биомассы зародыша и эндосперма в эволюции Норичниковых, Заразиховых, Вертляницевых и др. Редукция эндосперма, так же как и редукция зародышей, происходит путем элиминации конечных этапов развития редуцирующейся структуры. В эволюции эндосперма наиболее обычна общая редукция, осуществляемая на цито-

генном уровне. Редукция эндосперма никогда не завершается его полной элиминацией. Для *Cuscutaceae* характерна особая форма эволюционного преобразования эндосперма, обусловленная особенностями прорастания зародышей этих растений.

Паразитным представителям семейств *Scrophulariaceae*, *Orobanchaceae*, *Rafflesiaceae*, *Pyrolaceae* и *Burmanniaceae* свойственна тенденция к редукции семяпочек и амплификации плацентарной ткани. Сочетание этих противоположно направленных процессов связано с необходимостью увеличения семенной продуктивности.

В результате исследования мы пришли к выводу, что следует различать способы (модусы) эволюционных преобразований отдельных структур и онтогенезов в целом. Морфогенетические эволюционные преобразования отдельных структур всегда осуществляются посредством аккумуляции последовательных терминальных изменений (различных сочетаний аббревиаций и пролонгаций). В то же время в онтогенезе в целом последовательная аккумуляция терминальных изменений отдельных структур может выступать в виде медиальных и базальных девиаций.

Изучение структурной эволюции паразитных цветковых показывает, что эволюционные морфогенетические изменения происходят здесь вслед и в соответствии с изменениями экологическими (этологическими). При этом некоторые изменения в экологической ситуации (например, возрастание дискретности в распределении пищевого субстрата при переходе к чужеядности) выступают в качестве факторов, вызывающих через посредство естественного отбора эволюционные морфогенетические преобразования. Этологические же изменения (например, изменения в способах поиска и освоения питающего субстрата, в связи с переходом к чужеядности) являются регуляторами направления происходящих эволюционных морфогенетических преобразований. Структурные эволюционные изменения паразитных цветковых отстают на несколько порядков поколений от изменений функциональных (этологических).

Применение к паразитным покрытосеменным растениям критериев общих морфофункциональных изменений, предложенных А. Н. Северцовым, не позволяет определить их морфофункциональную эволюцию как направление общей дегенерации. По-видимому, общее направление эволюционных преобразований паразитных покрытосеменных можно рассматривать как прогресс для ограниченных целей. Эта тенденция базируется на процессах переспециализации от автотрофного к паразитному образу жизни. Повышению объективности критериев уровня и направления эволюционных преобразований сможет служить, вероятно, введение понятия целесообразности организации с непременным указанием факторов, в отношении которых это понятие употребляется.

Результаты настоящего исследования позволяют сделать вывод о высокой степени общности способов (модусов), механизмов и факторов эволюционных морфогенетических преобразований у многоклеточных представителей животного и растительного миров. Можно думать, что эта общность обусловлена единством генетических и экологических (естественный отбор) механизмов эволюционных преобразований. Явление метаморфоза в эмбриогенезе паразитных цветковых наиболее ярким и убедительным образом свидетельствует о единстве способов морфогенетического приспособления к новому образу жизни у животных и растений. С другой стороны, для растений и животных очевидны различия в направлениях как более частных, так и более общих эволюционных морфогенетических преобразований. Вероятно, именно различия в образе жизни (в поведении) обусловили начальное, а затем и дальнейшее расхождение животных и растений в их облике и онтогенезе.

Литература

Александрович Г. О. 1844. О семействе вересковых растений. СПб. : 1—112.
Амосов Н. 1969. Разум глазами кибернетики. — Неделя, 13/473.
Арциховский В. М. 1911. О педогенезе у растений. — Изв. СПб. бот. сада, 11, 1 : 1—6.
Баранов П. А. 1915. Изучение развития зародышевого мешка *Spiranthes australis* Lindl. и *Serapias pseudocordigera* Morie. — Bull. Imp. Soc. naturalist. Moscou, N. S., 29 : 74—92.
Баранов П. А. 1917. Материалы по эмбриологии орхидных. — Журн. Русск. бот. общ., 2 : 20—29.
Баранов П. А. 1924. Материалы по эмбриологии орхидных. II. *Herminium Monorchis* R. Br. — Журн. Русск. бот. общ., 9 : 5—9.
Баранов П. А. 1925. О редукции женского полового поколения сем. *Orchidaceae*. — Бюлл. Среднеазиатск. гос. унив., 10 : 181—195.
Бейлин И. Г. 1947а. Заразихи и борьба с ними. М. : 1—72.
Бейлин И. Г. 1947б. Заразихи на культурной люцерне. — ДАН ВАСХНИЛ, 6 : 35—37.
Бейлин И. Г. 1948а. Эволюция паразитизма у цветковых растений. — Бюлл. МОИП, отд. биол., III, 3 : 55—65.
Бейлин И. Г. 1948б. *Orobanche muteli* F. Schultz и ее специализация. — ДАН СССР, 11, 5 : 943—944.
Бейлин И. Г. 1950а. Влияние среды на растительный организм на примере паразитов из высших растений. — В кн.: Растение и среда, II, М. : 190—199.
Бейлин И. Г. 1950б. Омела (*Viscum album* L.) в Западной Европе и в СССР. — Тр. Инст. леса АН СССР, III : 328—350.
Бейлин И. Г. 1968. Цветковые полупаразиты и паразиты. М. : 1—119.
Беклемишев В. Н. 1951. О классификации биоценологических (симфизиологических) связей. — Бюлл. МОИП, отд. биол., VI, 5 : 3—30.
Березнеговская Л. Н. 1963. К вопросу об эволюции паразитизма у цветковых растений. — Журн. общей биол., 24, 3 : 194—201.
Боровский В. М. 1926. Психическая деятельность животных. М.—Л. : 1—324. 1956.
Вагнер В. 1910. Биологические основания сравнительной психологии, 1. СПб.—М. : 1—435.
Васильченко И. Т. 1965. Неотенические изменения у растений. Л. : 1—85.
Вейсман А. 1918. Лекции по эволюционной теории. М. : 1—359.
Визнер Ю. 1892. Биология растений. СПб. : 1—294.
Гаврилюк В. А. 1965. К биологии паразита *Boschniakia rossica* (Cham. et Schlecht.) B. Fedtsch. — Бот. журн., 50, 4 : 523—528.
Гиляров М. С. 1949. Особенности почвы как среды обитания и ее значение в эволюции насекомых. М.—Л. : 1—280.
Гиляров М. С. 1957. Эволюция постэмбрионального развития и типы личинок насекомых. — Зоол. журн., 35, 11 : 1683—1689.
Горбунова Н. П. 1956. О взаимоотношениях гриба и высшего растения в микоризах. — Успехи совр. биол., XII, 2 (5) : 160.
Горбунова Н. П. 1957. О взаимоотношениях гриба и высшего растения в эндотрофных микоризах везикулярного типа. — Бюлл. Гл. бот. сада АН СССР, 29 : 38—48.
Горбунова Н. П. 1958. Микориза *Encephalartos Hildebrandtii* Arb. et Banche. и некоторые соображения о взаимоотношениях гриба-эндофита и высшего растения в эндотрофных микоризах. — Бюлл. МОИП, отд. биол., XIII, 2 : 123.
Гробстайн К. 1968. Стратегия жизни. М. : 1—144.
Грушвицкий И. В. 1961. Роль недоразвития зародыша в эволюции цветковых растений. — Комаровские чтения, XIV : 1—46.
Дарвин Ч. 1907. Происхождение видов. — Собр. соч., 1, М.: 57—430.
Дембовский Ян. 1959. Психология животных. М.—Л. : 1—387.

Детьер Т., Стеллар Э. 1967. Поведение животных. Его эволюционные и нейрологические основы. Л. : 1—140.
Догель В. А. 1954. Олигомеризация гомологичных органов. Л. : 1—368.
Догель В. А. 1962. Общая паразитология. Л. : 1—464.
Догель В. А., Полянский Ю. И., Хейсин Я. М. 1962. Общая протозоология. Л. : 1—592.
Ежиков И. И. 1929. Метаморфоз насекомых. М. : 1—52.
Ежиков И. И. 1936. Метаморфоз, скрытое и прямое развитие. — Успехи совр. биол., V, 5 : 479—490.
Ежиков И. И. 1939. О типах развития многоклеточных из яйца. — В кн.: Памяти академика А. Н. Северцова, 1. М. : 261—279.
Еленев Л. К. 1956. Некоторые вопросы питания повилики. — Физиол. раст., 3, 5 : 470—479.
Завадский К. М. 1958. К пониманию прогресса в органической природе. — В кн.: Проблемы развития в природе и обществе. М.—Л. : 79—120.
Завадский К. М. 1961. Учение о виде. Л. : 1—254.
Завадский К. М. 1967. Проблемы прогресса живой природы. — Вопросы философии, 9 : 124—136.
Завадский К. М. 1968. Вид и видообразование. М.—Л. : 1—104.
Завадский К. М., Ермоленко М. Т. 1969. Движущие силы арогенеза. — В кн.: Проблемы прогрессивного развития в живой природе и технике. (Тез. докл.). Л. : 64—69.
Захваткин А. А. 1949. Сравнительная эмбриология низших беспозвоночных. М.—Л. : 1—396.
Иванов Л. А. 1936. Физиология растений. Л. : 1—386.
Имс А. Дж., Мак-Даниэльс Л. Г. 1935. Введение в анатомию растений. М.—Л. : 1—332.
Имс А. 1964. Морфология цветковых растений. М. : 1—497.
Каменский Ф. М. 1883. Материалы для морфологии и биологии *Monotropa Hypopitys* L. и некоторых других сапрофитов. Одесса : 1—32.
Катенин А. Е. 1972. Микориза растений северо-востока европейской части СССР. Л. : 1—140.
Кернер А. 1901. Жизнь растений, 1. СПб. : 1—773.
Кирпичников В. С. 1948. Модификационные системы и эволюция. — Конференция по проблемам дарвинизма (3—8 февраля 1948 г. Тез. докл.). М. : 81—82.
Киселев И. 1921. Сравнение изменчивости растений в молодом и взрослом состоянии. — Тр. Петроградск. общ. естествоиспыт., 52, 1 : 149—154.
Козо-Полянский Б. М. 1921. Симбиогенезис в эволюции растительного мира. — Вестн. опытн. дела. Из-е Областн. опытн. организац. Воронежа, 2 : 1—24.
Козо-Полянский Б. М. 1924. Новый принцип биологии. Очерк теории симбиогенеза. М.—Л. : 1—147.
Кольцов Н. К. 1934. Генетика и физиология растений. — Биол. журн., III, 2 : 540—584.
Кольцов Н. К. 1936. Организация клетки. — В кн.: Сборник экспериментальных исследований, статей и речей 1903—1935 гг. М.—Л. : 1—652.
Котт С. А. 1959. О некоторых формах паразитизма у растений. — Бот. журн., 44, 9 : 1333—1335.
Костычев С. П. 1937. Физиология растений. М.—Л., ч. 1 : 1—464; ч. 2 : 1—410.
Костычев С., Цветкова Е. 1921. О питании зеленых паразитов (*Rhinanthaceae*). — Журн. Русск. бот. общ., 5, 21 : 21—44.
Крушинский Л. В. 1939. Зародышевое сходство в свете закономерностей индивидуального развития организма. — Успехи совр. биол., XI, 2 : 362.
Купревич В. Ф. 1952. О физиологической роли микоризы. — Тр. Компл. научн. эксп. по вопр. полезащитн. лесоразв., 2, 2 : 39—46.
Курсанов Л. И. 1939. Паразитизм. — БСЭ, 44. Изд. 1-е : 223—230.
Лёб Ж. 1918. Вынужденные движения, тропизмы и поведение животных. М. : 1—174.
Левитский Г. А. 1924—1925. О явлениях недоразвития в органах размножения спаржи — *Asparagus officinalis* L. — Тр. по прикл. бот., ген. и селекц., 14, 2 : 113—142.
Магешвари П. 1954. Эмбриология покрытосеменных. М. : 1—439.
Майр Э. 1968. Зоологический вид и эволюция. М. : 1—597.
Маркова Л. Г. 1957. Развитие зародыша у некоторых весенних геоэфемероидов. — Бюлл. МОИП, отд. биол., XII, 1 : 65—72.
Мартынов А. В. 1938. Очерки геологической истории и филогении насекомых (*Pterygota*). — Тр. Палеонтол. инст. АН СССР, 7, 4 : 1—149.
Матвеев Б. С. 1935. О принципе заимствования при развитии органов. — Бюлл. Н.-иссл. инст. зоол. Московск. унив., 2 : 30—36.
Матвеев Б. С. 1937. Задачи проблемы о соотношении онтогенеза и филогенеза. — Изв. АН СССР, сер. биол., 1 : 3—42.

Матиенко Б. Т. 1957. О ступенчатом полупаразитизме у растений. — Уч. зап. Тираспольск. гос. пед. инст., 5 : 185—188.
Машковцев А. А. 1936. Смена эндогенных и экзогенных факторов эмбрионального развития в онтогенезе и филогенезе. — Изв. АН СССР, отд. мат. и ест. наук : 945—998.
Мережковский К. С. 1909. Теория двух плазм как основа симбиогенезиса, нового учения о происхождении организмов. Казань : 1—102.
Меттлер Л. Т., Грегг Р. 1972. Генетика популяций и эволюция. М. : 1—323.
Мещеряков А. А. 1954. Повилики — бич сельского хозяйства Туркменистана. Ашхабад : 1—35.
Митрофанова Н. С. 1961. О значении зародыша в систематике рода *Cuscuta* L.— Бот. журн., 46, 2 : 259—262.
Михайлов В. 1967. Эволюция паразитизма. — Паразитология, 1, 2 : 105—116.
Модилевский Я. С. 1916. К эмбриологии и цитологии *Neottia nidus avis* (L.) Rich. — Отд. отт. из Протоколов засед. Киевск. общ. естествоисп., Киев : 1—6.
Модилевский Я. С. 1918. Цитологическое и эмбриологическое изучение *Neottia* n.-a. (L.) Kich. — Mem. Soc. Naturalist Kiev, 26 : 1—55.
Молевич Е. Ф. 1967. Движение, развитие, прогресс. Свердловск : 1—30.
Молевич Е. Ф. 1969. Общее и особенное в явлениях прогрессивного и регрессивного развития в живой природе. — В кн.: Проблемы прогрессивного развития в живой природе и технике. (Тез. докл.). Л. : 87—89.
Моулдер Дж. 1965. Биохимия внутриклеточного паразитизма. М. : 1—196.
Навашин С. Г. 1900. Об оплодотворении у сложноцветных и орхидных. Изв. имп. Акад. наук, XIII, 3 : 335—340.
Навашин С. Г. 1951. Избранные труды, 1. М.—Л. : 1—334.
Никитичева З. И. 1966. К эмбриологии *Lathraea squamaria* L. (*Scrophulariaceae*). — Бот. журн., 51, 11 : 1607—1611.
Никитичева З. И. 1968. Развитие пыльника и микроспорогенез у некоторых представителей *Scrophulariaceae* и *Orobanchaceae*. — Бот. журн., 53, 12 : 1704—1715.
Никитичева З. И. 1970. Эмбриология паразитных представителей семейств *Scrophulariaceae* и *Orobanchaceae* в связи с их образом жизни. Дисс. БИН АН СССР, Л. : 1—171.
Никитичева З. И., Терёхин Э. С. 1973. К эмбриологии *Tozzia alpina* L. (*Scrophulariaceae*). — Бот. журн., 58, 5 : 679—691.
Новопокровский И. В., Цвелев Н. Н. 1958. Семейство *Orobanchaceae*. — Флора СССР, XXIII : 19—115.
Павловский Е. Н. 1935. Изучение динамики клещей в природе как обоснование мер борьбы с ними. — В кн.: Вредители животноводства, М. : 22—31.
Павловский Е. Н. 1960. Паразитизм. — БМЭ, 23. Изд. 1-е : 135—139.
Пилюгин Н. 1953. Повилика и меры борьбы с ней. Ярославль : 1—20.
Поддубная-Арнольди В. А. 1959а. Исследование эмбриональных процессов у некоторых орхидей на живом материале. — Тр. Гл. бот. сада АН СССР, 6 : 49—89.
Поддубная-Арнольди В. А. 1959б. Культура семяпочек некоторых орхидей на искусственной питательной среде. — ДАН СССР, 125, 1 : 223—226.
Поддубная-Арнольди В. А. 1960. Полиэмбриония у орхидей. — Бюлл. Гл. бот. сада АН СССР, 36 : 56—61.
Поддубная-Арнольди В. А. 1964а. Сравнительно-эмбриологическое исследование представителей семейства Орхидных. — Бюлл. Гл. бот. сада АН СССР, 54 : 51—62.
Поддубная-Арнольди В. А. 1964б. Общая эмбриология покрытосеменных растений. М. : 1—482.
Поддубная-Арнольди В. А., Селезнева В. А. 1957. Орхидеи и их культура. М. : 1—176.
Без автора 1914. Рецензия. — Природа, 3 : 358—359.
Расницын А. П. 1965. Некоторые аспекты взаимоотношений морфогенеза и роста в эволюции онтогенеза насекомых. — Энтомол. обозр., XIV, 3 : 476—485.
Рафес П. М. 1968. Роль и значение растительноядных насекомых в лесу. М. : 1—235.
Рахимов У. Х. 1965. Эволюция паразитизма у заразиховых в связи с влиянием «необычных» хозяев на заразиху и некоторые меры борьбы с ней. Автореф. дисс. Самарканд : 1—24.
Ригер Р., Михаэлис А. 1967. Генетический и цитогенетический словарь. М. : 1—607.
Романов И. Д. 1944. Эволюция зародышевого мешка цветковых растений. Дисс. Ташкент, Среднеазиатск. УНИВ. : 1—358.
Рубин Б. А. 1947. Материалы к познанию паразитизма у растений. — Агробиология, 4 : 128—142.
Рубцов И. А. 1965. Антагонистические и мутуалистические отношения между хозяином и паразитом в природе. — Журн. общ. биол., XXVI, 2 : 166—175.

Рудаков О. Л. 1961. Грибной паразит повилики, его выращивание и применение. Фрунзе : 1—67.
Руденко Х. Ю. 1946. Макроспорогенез у *Pirola rotundifolia* L. — Научн. зап. Ужгородск. унив. 1 : 30—40.
Рыжков В. А. 1966. Внутриклеточный симбиоз. — Природа, 3 : 9—17.
Савина Г. И. 1964. Оплодотворение у *Cypripedium calceolus* L. — Бот. журн., 49, 9 : 1317—1322.
Савина Г. И. 1965а. Оплодотворение у орхидных (*Orchidaceae*). Автореф. дисс. Л. : 1—17.
Савина Г. И. 1965б. Развитие половых элементов и процесс оплодотворения у некоторых видов *Orchis*. — Бот. журн., 50, 1 : 96—102.
Савина Г. И. 1972а. Развитие зародышевого мешка у *Ophrys insectifera* L. — Бот. журн., 57, 1 : 118—123.
Савина Г. И. 1972б. Процесс оплодотворения у *Ophrys insectifera* L. — Бот. журн., 57, 3 : 382—392.
Северцов А. Н. 1925. Главные направления эволюционного процесса. Прогресс, регресс и адаптация. М. : 1—84.
Северцов А. Н. 1930. Дегенерация органов и субституция. — Изв. АН СССР, 7, 7 : 665—667.
Северцов А. Н. 1949. Морфологические закономерности эволюции. — Собр. соч., 5. М.—Л. : 1—536.
Сенянинова М. 1924. К эмбриологии орхидных. *Ophrys myodes* Jacq. — Журн. Русск. бот. общ., 9 : 10—14.
Скробышевский В. 1890. Морфологические и эмбриологические исследования чужеядного растения *Arceuthobium oxycedri* D. C. (*Razoumowskia* Hoffm.). Ялта : 1—14.
Скрябин П. И. 1923. Симбиоз и паразитизм в природе. Петроград. : 1—205.
Тахтаджян А. Л. 1943. Соотношения онтогенеза и филогенеза у высших растений. — Тр. Ереванск. унив., 22 : 71—176.
Тахтаджян А. Л. 1945. Опыт применения теории филэмбриогенеза к объяснению происхождения зародыша однодольных. — ДАН АрмССР, 3, 2 : 49—53.
Тахтаджян А. Л. 1948. Морфологическая эволюция покрытосеменных. М. : 1—305.
Тахтаджян А. Л. 1951. Пути приспособительной эволюции растений. — Бот. журн., 36, 3 : 231—239.
Тахтаджян А. Л. 1954. Вопросы эволюционной морфологии растений. Л. : 1—215.
Тахтаджян А. Л. 1964. Основы эволюционной морфологии покрытосеменных. М.—Л. : 1—236.
Тахтаджян А. Л. 1966. Система и филогения цветковых растений. М.—Л. : 1—611.
Тахтаджян А. Л., Яценко-Хмелевский А. А. 1963. Основы палеонтологии, 1. М : 1—36.
Терёхин Э. С. 1962а. Развитие эндосперма и характер роста зиготы у европейских грушанок. — Бот. журн., 47, 2 : 254—258.
Терёхин Э. С. 1962б. Влияние некоторых экологических факторов на развитие эмбриональных структур *Pyroleae-Monotropeae*. — Бот. журн., 47, 4 : 571—577.
Терёхин Э. С. 1962в. О развитии зародышей у некоторых *Pyrolea—Monotropoideae*. — Бот. журн., 47, 12 : 1811—1816.
Терёхин Э. С. 1962г. Эмбриология грушанок и вертляниц в связи с их биологией и систематическим положением. Дисс. БИН АН СССР. Л. : 1—20.
Терёхин Э. С. 1963. Развитие семяпочки и женского гаметофита у *Pyroleae* и *Monotropoideae*. — Бот. журн., 48, 3 : 406—414.
Терёхин Э. С. 1965. О терминах «сапрофит», «полусапрофит» и «полупаразит» (в связи с характером биотических отношений некоторых покрытосеменных растений). — Бот. журн., 50, 1 : 60—69.
Терёхин Э. С. 1966. Эмбриология *Orobanchaceae*. I. *Phelypaea coccinea* (M. B.) Poir. — Бот. журн., 51, 11 : 1601—1607.
Терёхин Э. С. 1968а. К проблеме редукции зародыша паразитных покрытосеменных растений. — В кн.: Морфология высших растений. М. : 37—48.
Терёхин Э. С. 1968б. Метаморфоз в онтогенезе покрытосеменных растений-паразитов. — ДАН СССР, 178, 4 : 957—959.
Терёхин Э. С. 1969. Эволюция паразитных покрытосеменных растений (к проблеме регресса). — В кн.: Проблемы прогрессивного развития в живой природе и технике. Тез. докл. на симпозиуме 28—30 октября 1969 г. Л. : 99—100.
Терёхин Э. С. 1972а. О возможности использования понятия «поведение» в изучении эволюции растений. — Бот. журн., 57, 1 : 75—89.
Терёхин Э. С. 1972б. Взаимоотношение поведенческого и структурного аспектов организации в эволюции. — В кн.: Организация и эволюция живого. Л. : 99—101.

Терёхин Э. С. 1972в. О некоторых аспектах проблемы регрессивных изменений в связи с изучением эволюции паразитных цветковых растений. — В кн.: Закономерности прогрессивной эволюции. Л. : 344—357.

Терёхин Э. С. 1973. Эмбриология *Orobanchaceae*. II. К эмбриологии и экологии *Phacellanthus tubiflorus* S. et. Z. — Бот. журн., 58, 12 : 1775—1888.

Терёхин Э. С. 1975. О способах, направлениях и эволюционном значении редукции биологических структур. — Бот. журн., 60, 10 : 1401—1412.

Терёхин Э. С., Иванова Г. И. 1965. К систематике кавказских заразих. — Бот. журн., 50, 8 : 1105—1112.

Терёхин Э. С., Яковлев М. С. 1967. Эмбриология *Balanophoraceae* (к вопросу о гомологиях «цветка» *Balanophora*). — Бот. журн., 52, 6 : 745—758.

Терёхин Э. С., Яковлев М. С. 1968. Зародыши покрытосеменных как адаптивная эволюирующая система. — Рефераты докл. Всесоюзн. межвузовск. совещ. по филогении растений. М. : 282—283.

Терёхин Э. С., Никитичева З. И. 1968. Постсеменное развитие паразитных *Angiospermae*. Метаморфоз. — Бот. журн., 53, 1 : 39—57.

Терёхин Э. С., Камелина О. П. 1969. Эндосперм *Orchidaceae* (к вопросу о редукции). — Бот. журн. 54, 5 : 657—669.

Терёхин Э. С., Камелина О. П. 1972. Эндосперм *Habenaria linearifolia* Maxim. и *Neottia nidus avis* (L.) Rich. (к вопросу об эволюции эндосперма у Орхидных). — Бот. журн., 57, 11 : 1373—1383.

Терёхин Э. С., Яковлев М. С., Никитичева З. И. 1975. Развитие микроспорангия, пыльцевых зерен, семяпочки и зародышевого мешка у *Cynomorium songaricum* (*Cynomoriaceae*). — Бот. журн., 60, 2 : 153—169.

Терёхин Э. С., Никитичева З. И., Яковлев М. С. 1975. Развитие семени, зародыша и эндосперма *Cynomorium songaricum* (*Cynomoriaceae*). Бот. журн., 60, 11 : 1651—1660.

Терехова В. И. 1962. Повилика Казахстана. — Изв. АН Каз. ССР, сер. бот. и почв., 1 : 105—111.

Тиаги Я. Д. 1962. Анатомическое изучение сосудистого оснащения цветка некоторых видов семейств *Orobanchaceae* и *Scrophulariaceae*. — Вестн. МГУ, 6, 2 : 23—52.

Тимофеев-Ресовский Н. В., Воронцов Н. Н., Яблоков А. В. 1969. Краткий очерк теории эволюции. М. : 1—407.

Тинберген Н. 1969. Поведение животных. М. : 1—191.

Токин Б. П. 1966. Общая эмбриология. Л. : 1—455.

Толмачев А. И. 1951. О приложении учения А. Н. Северцова об ароморфозе к исследованию филогении растений. — Бот. журн., 36, 3 : 225—230.

Толмачев А. И. 1954. К истории возникновения и развития темнохвойной тайги. М.—Л. : 1—156.

Тростников В. Н. 1970. Человек и информация. М. : 1—187.

Фабри К. Э. 1967. О некоторых основных вопросах этологии. — Бюлл. МОИП, отд. Биол., 72, 5 : 138—145.

Фаминцын А. С. 1907. О роли симбиоза в эволюции организмов. — Зап. имп. Акад. наук, 20, 3 : 1—14.

Федотов Д. М. 1940. Современное состояние проблемы редукции органов и ее разработка в Институте эволюционной морфологии АН СССР. — Успехи совр. биол., 13, 2 : 354—370.

Федотов Д. М. 1945. Эволюционное значение регрессивных изменений онтогенеза. — Бюлл. МОИП, 50, 3—4 : 18—30.

Федотов Д. М. 1955. Критический разбор основных и некоторых частных обобщений А. Н. Северцова и задачи современной морфологии животных. — Зоол. журн., 34, 1 : 216—233.

Филипченко А. А. 1937. Экологическая концепция паразитизма. — Уч. зап. ЛГУ, сер. биол., 4, 13 : 4—14.

Филипченко Ю. 1920. Этюды по изменчивости. — Тр. Петроградск. общ. естествоисп., 51 : 1—8.

Худяк М. И. 1963. Эндосперм покрытосеменных растений. Киев : 1—184.

Цингер Н. В. 1958. Семя, его развитие и физиологические свойства. М. : 1—285.

Чеботарев Р. С., Ратнер Ю. Б. 1962. Краткий паразитологический словарь. Минск. : 1—320.

Шванвич Б. Н. 1949. Курс общей энтомологии. М.—Л. : 1—900.

Шварц С. С. 1969. Эволюционная экология животных. Экологические механизмы эволюционного процесса. — Тр. Инст. экологии растений и животных, 5. Свердловск : 1—199.

Шеппард Ф. М. 1970. Естественный отбор и наследственность. М. : 1—216.

Шимкевич В. М. 1900. Симбиоз. — Энциклопедич. словарь Брокгауза и Ефрона, 58 : 908.

Шишкин Б. 1955. Семейство *Scrophulariaceae*, род. *Tozzia*. — Флора СССР, 22 : 554—555.

Шмальгаузен И. И. 1939. Пути и закономерности эволюционного процесса. М.—Л. : 1—230.

Шмальгаузен И. И. 1942. Организм как целое в индивидуальном и историческом развитии. М. : 1—210.
Шмальгаузен И. И. 1958. Контроль и регуляция в эволюции. — Бюлл. МОИП, отд. биол., 63, 5 : 93—121.
Шмальгаузен И. И. 1968. Факторы эволюции. Теория стабилизирующего отбора. М. : 1—451.
Шмальгаузен И. И. 1969. Проблемы дарвинизма. Л. : 1—493.
Шмидт Г. А. 1951. Эмбриология животных, 1. М. : 1—355.
Эрлих П., Холм Р. 1966. Процесс эволюции. М. : 1—330.
Эшби У. Р. 1959. Введение в кибернетику. М. : 1—432.
Эшби У. Р. 1964. Конструкция мозга. Происхождение адаптивного поведения М. : 1—411.
Яблоков А. В. 1968. О разных формах прогрессивного развития в органической природе. — В кн.: Проблемы эволюции, 1. Новосибирск : 98—115.
Яковлев М. С. 1946. Однодольность в свете данных эмбриологии. — Сов. бот., 14, 6 : 351—363.

Afzelius K. 1916. Zur Ebryosackentwicklung der Orchideen. — Svensk. bot. Tidskr., ser. B., 10 : 183—227.
Andres H. 1914. Piroleen-Studien. — Verh. Bot. vereins. Prov. Brandenlburg, 56 : 1—76.
Arekal G. D. 1963a. Embryological studies in Canadian representatives of the tribe *Rhinantheae*, *Scrophulariaceae*. — Canad. J. Bot., 41, 2 : 267—302.
Arekal G. D. 1963b. Contribution to the embryology of *Chelone glabra*. — Phytomorphology, 13, 4 : 376—388.
Arekal G. D. 1963c. Contribution to the embryology of *Chaenorrinum minus* (L.) Lange. — Proc. Indian Acad. Sci., 58, sec., B, 6 : 375—385.
Arekal G. D. 1964. Contribution to the embryology of *Gerardia pedicularia* (L.) (*Scrophulariaceae*). — J. Indian Bot. Soc., 43, 3 : 409—423.
Arekal G. D. 1965. Embryology of *Mimulus ringens*. — Bot. Gaz., 126, 1 : 58—66.
Artopoeus A. 1903. Über den Bau und die Offnungsweise der Antheren und die Entwicklung des Samens bei den Ericaceen. — Flora, 92, 3 : 309—345.
Bajaj Y. P. S. 1966. Behavior of embryo segments of *Dendrophthoe falcata* (L. f.) Ettings. in vitro. — Canad. J. Bot., 44, 9 : 1127—1131.
Bakshi T. S. 1959. Ecology and morphology of *Pterospora andromeda*. — Bot. Gaz., 120, 4 : 203—217.
Baldev B. 1959. In vitro responses of growth and development in *Cuscuta reflexa* Roxb. — Phytomorphology, 9, 4 : 316—319.
Banerji J. 1961. The endosperm in *Scrophulariaceae*. — J. Indian Bot. Soc., 40, 1 : 1—11.
Barber C. A. 1906. Studies on root parasitism. The haustorium of *Santalum album*. — Mem. Dept. Agr. India, 1, 1 : 1—58.
Bates M. 1958. Food-getting behavior. — In: Behavior and evolution. New York : 206 : 223.
Beck-Mannagetta von G. R. 1890. Monographie der Gattung Orobanche. — Bibl. Bot., 19 : 1—275.
Beer G. R. de 1958. Embryos and ancestors. Oxford : 1—198.
Berg R. Y. 1954. Development and dispersal of the seed of *Pedicularis silvatica*. — Nytt. Mag. Bot. (Oslo), 2 : 1—60.
Bernard Ch. 1903. Sur l'embryogénie de quelques plantes parasites. — J. Bot., 17 : 23—32, 62—68, 117—137, 168—197.
Bernard Ch., Ernst A. 1914. Embryologie von *Burmannia tuberosa* Becc. — Ann. Jard Bot. Buitenzorg, ser. 13, 28, 2 : 121—124.
Bernard N. 1899. Sur la germination du *Neottia Nidus-avis*. — C. r. Acad. Sci., 128 : 1253—1255.
Bernard N. 1902. La germination des Orchidees. — C. r. Acad. Sci., 137 : 483.
Bernard N. 1904. Recherches experimentales sur les Orchidées. — Rev. gen. bot., 16 : 405—451.
Bernard N. 1909. L'évolution dans la symbiose. Les Orchidées et leurs champignons commaesaux. — Ann. Sci. natur. bot. et biol., végét, ser. 9 : 1—196.
Berrill N. I. 1955. The origin of vertebrates. Oxford : 1—258.
Björkman E. 1956. Über die Natur der Mykorrhizabildung unter besonderer Berucksichtigung der Waldbaume und die Anwendung in der forstlichen Praxis. — Forstwissenschaft. Centr., 9/10 (75) : 257—512.
Björkman E. 1959. On the metabolism of *Monotropa hypopitys* L. An epiparasite on forest tree roots. — Proc. IX Internat. Bot. Congress. Montreal., 2 : 47—48.
Björkman E. 1960. *Monotropa hypopitys* L. — an epiparasite on tree roots. — Physiol. Plant, 13, 2 : 308—327.
Björkman E. 1961. *Monotropa hypopitys* L. — an epiparasite on tree roots. — In: Recent advances in botany, 2 : 1736—1737.

Björkman E. 1963. *Monotropa hypopitys* L., ein Epiparasit auf Baumwurzeln. Mykorrhiza. Intern. Symposium, Weimar—Jena : 31—34.
Boeshore H. 1920. The morphologycal continuity of *Scrophulariaceae* and *Orobanchaceae*. — Contrib. Bot. Lab. Univ. Pennsylvania, 5 : 139—177.
Brace L. C. 1963. Structural reduction in evolution. — Amer. Naturalist, 97, 892: 39—49.
Britton N. L. 1930. *Krameriaceae*. — N. Amer. Flora, 232 : 195—200.
Brown R. 1834. Description of the female flower and fruit of *Rafflesia Arnoldi*, with remark on its affinites; and an illustration of the sctructure of *Hydnore africana*. — Trans. Linnean Soc. (London): 19 : 221—239.
Brown W. H., Sharp L. W. 1911. The embryo sac of *Epipactis*. — Bot. Gaz., 52 : 439—452.
Brown R. 1946. Biological stimulation in germination. — Nature, 257, 3977 : 64—68.
Bünning E. 1959. Einführung und Übersicht. Allgemeine Gesetze und Phänomene der pflanzlichen Bewegungshysiology. — In: Enciclopedia in plant physiology, 17, 1 : 1—22.
Bünning E., Kautt R. 1956. Ueber den Chemotropismus der Keimlinge von *Cuscuta europaea*. — Biol. Zentralbl., 75 : 356—359.
Burgeff H. 1909. Die Wurzelpilze der Orchideen, ihre Kultur und ihr Leben in der Pflanze. Jena : 1—220.
Burgeff H. 1932. Saprophytismus und Symbiose. Jena. : 1—249.
Burgeff H. 1936. Samenkeimung der Orchideen und Entwicklung ihrer Keimpflanzen. Jena. : 1—312.
Burgeff H. 1943. Problematik der Mycorrhiza. — Naturwissenschaften, 47/48 : 558—567.
Burgeff H. 1954. Samenkeimung und Kultur europäischer Erdorchideen nebst Versuchen zu ihrer Verbreitung. — Stuttgart : 1—48.
Burgeff H. 1959. Mycorrhiza of orchids. — In: The Orchids. A scientific survey. New Jork : 369—396.
Burges A. 1936. On the significance of mycorrhiza. — New Phytologist, 35 : 117—131.
Buxbaum F. 1925. Vergleichende Anatomie der *Melanthoideae*. — Fedd. Rep., 29 : 1—80.
Camp W. H. 1940. Aphyllous forms in *Pyrola*. — Bull. Torrey Bot., Club, 67, 6 : 453—465.
Cannon W. A. 1910. The root habits and parasitism of krameria canescens Gray In : Mac Dougal D. T. and W. A. Cannon „The conditions of parasitism in plants". Washington : 61—87.
Cantlon J. E., Curtis E. J. C., Malcolm W. M. 1963. Studies of *Melampyrum lineare*. — Ecology, 44, 3 : 466—474.
Carlson M. C. 1940. Formation of the seed of *Cypripedium parviflorum*. — Bot. Gaz., 102 : 295—301.
Carlson M. C. 1945. Megasporogenesis and development of embryo sac *Cypripedium parviflorum*. — Bot. Gaz., 107 : 107—114.
Carter G. S. 1951. Animal evolution. A study of recent wievs of its causes. London : 1—368.
Caspary R. 1854. Über Samen, Keimung und Nahrpflanzen der Orobanchen. — Flora, 37 : 577—588; 593—603.
Cassera J. D. 1935. Origin and development of the female gametophyte, endosperm and embryo in *Orobanche uniflora*. — Bull. Torrey Bot. Club, 62 : 455—461.
Chemin E. 1920. Observations anatomiques et biologiques sur le genre *Lathraea*. — Ann. Sci. natur., 10, ser. bot., 2 : 125—271.
Chen S. H. 1955. The origin and evolution of the class Insecta. — Acta Entomol. Sinica, V, 1 : 1—43.
Chodat R. 1916. III. *Hydnoraceae*. — Bull. Soc. bot. Geneve, 8 : 186—201.
Christoph H. 1921. Untersuchungen über die mycotrophen Verhaltnisse der *Ericales* und die keimung von Pirolaceen. — Beih. z. Bot. Zbl. 38, 1 : 115—157.
Clarke C. B. 1882. *Pirolaceae* et *Monotropaceae*. — In: Hecker H. Flora of British Indian, III : 476.
Cloudsley-Thompson I. L. 1960. Animal behaviour. Edinburgh—London : 1—162.
Cohen L. I. 1963. Studies on the ontogeny of the dwart mistletoes, Arceuthobium. I. Embryogeny and histogenesis. II. Homology of the endophytic system. — Amer. J. Bot., 50, 4 : 400—407; 50, 5 : 409—417.
Cohen L. I. 1965. Studies on the ontogeny of the dwarf mistletoes, *Arceuthobium*. III. Development of the inflorecence. — Amer. J. Bot., 52, 5 : 455—463.
Cooke E. A., Shively A. F. 1904. Observations on the structure and development of *Epiphegus virginiana*. — Trans. Proc. Bot. Soc. Pennsylvannia, 2 : 352—398.
Copeland H. F. 1933. The development of seeds in certain *Ericales*. — Amer. J. Bot., 20, 8 : 513—517.
Copeland H. F. 1934. The structure of the flower of *Newberrya*. — Madrono, 2, 17 : 137—142.

Copeland H. F. 1935. On the genus *Pityopus.* — Madrono, 3, 12 : 154—168.
Copeland H. F. 1937. The reproductive structure of *Pleuricospora.* — Madrono, 4, 1 : 1—16.
Copeland H. F. 1938. The structure of *Allotropa.* — Madrono, 4, 5 : 137—153.
Copeland H. F. 1939. The structure of *Monotropsis* and the classification of the *Monotropoideae.* — Madrono, 5, 4 : 105—119.
Copeland H. F. 1941. Further studies on *Monotropoideae.* — Madrono, 6, 4 : 97—119.
Coulter J. M., Chamberlain C. J. 1915. Morphology of Angiosperms. New York : 1—348.
Crété P. 1948. Recherches embryologiques chez les Scrophulariacées. Développement de l'albumen et de l'embryon chez le *Chaenostoma foetidum* (Jacq.) Benth. — Bull. Soc. bot. France, 95, 3—4 : 142—145.
Crété P. 1950a. Embryogénie des Scrophulariacées. Développement de l'embryon chez l'*Alonsoa caulauliata* Ruiza. — Bull. Soc. bot. France, 97, 7—9 : 204—206.
Crété P. 1950b. Embryologie des Scrophulariacées. Développement de l'albumen chez les *Nemesia.* — C. r. Acad. sci., 231 : 711—713.
Crété P. 1950c. Embryologie des Scrophulariacées. L'albumen et l'embryon chez les *Nemesia.* — Bull. Soc. bot. France, 97 : 204—206.
Crété P. 1951. Répartition et intérêt phylogénétique des albumens. Formations haustoriales chez les Angiospermes et plus particulièrement chez les gamopétales. — Ann. Sci. natur. Bot. et Biol. végét., 12 : 131—191.
Crété P. 1953. Embryologie des Scrophulariacées. Développement de l'albumen et de l'embryon chez le *Digitalis purpurae* L. — Phytomorphology, 3, 3 : 168—172.
Crété P. 1954a. Les premiers stades du développement de l'albumen et de l'embryon chez le *Tetranema maxicanum* Benth. — Bull. Soc. bot. France, 101 : 233.
Crété P. 1954b. Embryologie de l'*Erinus alpinus* L. (*Scrophulariaceae*). Les relations entre les genres *Erinus* L. et *Digitalis* L. — Phytomorphology, 4, 3—4 : 325.
Crété P. 1955. L'application de certaines donées embryologiques à la systématique des Orobanchacées et de quelques familles voisines. — Phytomorphology, 5, 4 : 422—435.
Crété P. 1958. Développement de l'albumen et de l'embryon chez le *Collinsia bicòlor* Benth. (*Scrophulariaceae*). — Plytomorphology, 8, 3—4 : 302.
Curtis E. J. C., Cantlon J. E. 1965. Studies of the germination process in *Melampyrum lineare.* — Amer. J. Bot., 52, 6 : 552—555.
Dastur R. H. 1921—1922. Notes on the development of the ovule, embryosac, and embryo of *Hydnora africana* Thunb. — Trans. Roy. Soc. S. Afr., 10 : 27—31.
Davis G. 1966. Systematic embryology of the angiosperms. New York : 1—528.
De Bary A. 1879. Die Erscheinung der Symbiose. Strassburg : 1—30.
Dixit S. N. 1958a. Morphological and embryological studies in the family *Loranthaceae.*IV. *Amyema* van Tiegh. — Phytomorphology, 8, 3—4 : 346—364.
Dixit S. N. 1958b. Morphological and embryological studies in the family *Loranthaceae.* V. *Lepeostegeres gemmiflorus* (Bl.) Bl. — Phytomorphology, 8, 3—4 : 365—376.
Dixit S. N. 1961. Mophological and embryological studies in the family *Loranthaceae.* VIII. *Tolypanthus* Bl. — Phytomorphology, 11, 4 : 335.
Dobzhansky Th. 1951. Genetics and the origin of species. New York : 1—446.
Dohrn A. 1875. Der Ursprung der Wirbeltiere und das Prinzip des Funktionswechsels. Leipzig. : 1—397.
Dowding E. S. 1931. Floral morphology of *Arceuthobium americanum.* — Bot. Gaz., 91 : 42—54.
Doyel B. E., Goss L. M. 1941. Some details of the reproductive structures of *Sarcodes.* — Madroño, 6, 1 : 1—7.
Drude O. 1873. Die Biologie von *Monotropa Hypopitys* L. und *Neottia Nidus-avis* L. Göttingen : 1—68.
Eames A. J. 1936. Morphology of vascular plants. New York : 1—433.
Eggers F. 1939. Phyletische Korrelation bei der Flügelreduktion von Lepidopteren. Xth. Internat. Kongr. Entom., Berlin (1938) : 694—711.
Eichler A. 1869. Flora Brasiliensis (*Balanophoraceae*) 4, 2 : 1—79.
Ekambaram T. A. Panje R. R. 1935. Contributions to our knowledge of *Balanophora.* II. Life-history of *B. dioica.* — Proc. Indian Acad. Sci., 1, 9 : 522—543.
Emerson A. E. 1961. Vestigial characters of termites and processes of regressive evolution. — Evolution, 15 : 115—131.
Endriss W. 1902. Monographie von *Pilostyles ingae* (Karst.) (=*Pilostyles ulei* Solms-Laubach). — Flora, 91 : 209—236.
Engler A. 1889. *Burmanniaceae.* — In: Engler A., Prantl K. Die natürlichen Pflanzenfamilien, 29, 6 : 44—51.
Engler A. 1894. *Loranthaceae, Balanophoraceae.* — In: Engler A., Plantl K. Die natürlichen Pflanzenfamilien, 3, 1 : 1—289.
Engler A., Krause K. 1908. Ueber die Lebensweise von *Viscum minimum* Harvey. Ber. Deutsch. Bot. Ges., 26a : 524—530.
Ernst A. 1909. Apogamie bei *Burmannia coelestis* Don. — Ber. Deutsch. Bot. Ges., 27 : 157—168.

Ernst A. 1914. Embryobildung bei *Balanophora.* — Flora, 106 : 129—159.

Ernst A., Bernard C. 1911. Beiträge zur Kenntnis des Saprophyten Javas. VI. Beiträge zur Embryologie von *Thismia clandestina* Miq. und *Thismia versteegii* Sm. — Ann. Jard. Bot. Buitenzorg, 9 : 70—77.

Ernst A., Bernard C. 1912. Beiträge zur Kenntnis der saprophyten Javas. IX. Entwicklungsgeschichte des Embryosackes und des Embryos von *Burmannia candida* Engl. und *B. championii* Th. — Ann. Jard Bot. Buitenzorg, 10 : 161—189.

Ernst A., Schmid E. 1931. Über Blüte und Frucht von *Rafflesia.* — Ann. Jard. Buitenzorg, 12 : 1—52.

Evans A. T. 1919. Embryo sac and embryo of *Pentstemon secundiflorus.* — Bot. Gaz., 67 : 427—437.

Fagerlind F. 1938. Bau und Entwicklung der floralen Organe von *Helosis cayennensis.* — Svensk. bot. Tidskr., 31—32, 2 : 139—159.

Fagerlind F. 1939. Ditepalanthus, eine neue Balanophoraceen — Gattung aus Madagaskar. — Arkiv Botanik, 29, 7 : 1—15.

Fagerlind F. 1945a. Bildung und Entwicklung des Embryosacks bei sexuellen und agamospermischen *Balanophora* Arten. — Svensk. bot. Tidskr., 39, 1 : 65—82.

Fagerlind F. 1945b. Bau der floralen Organe bei der Gattung *Langsdorffia.* — Svensk bot. Tidskr., 39, 2 : 197—210.

Fagerlind F. 1945c. Blüte und Blütenstand der Gattung *Balanophora.* — Bot. Notiser, 39 : 330—350.

Fagerlind F. 1948a. Bau und Entwicklung der vegetativees Organe von *Balanophora.* — Kgl. Svensk Vetensk. Handl., ser. 3, 25, 3 : 3—72.

Fagerlind F. 1948b. Beitrage zur kenntnis der Gynaeceummorphologie und Phylogenie der *Santalales*-familien. — Svensk. bot. Tidskr., 42, 3 : 195—229.

Fagerlind F. 1959. Development and structure of the flower and gametophytes in the genus *Exocarpos.* — Svensk. bot. Tidskr., 53, 3 : 257—282.

Fedortschuk W. 1931. Embryologische Untersuchungen von *Cuscuta monogyna* Vahl. und *Cuscuta epithymum* L. — Planta, 14 : 94—111.

Figdor W. 1897. Über *Cotylanthera* Bl. — Ann. Jard. Bot. Buitenzorg, 14 : 213—247.

Fineran B. A. 1962. Studies on the root parasitism of *Exocarpus bidwillii* Hook. f. I. Ecology and root structure of the parasite. — Phytomorphology, 12 : 339—355.

Fineran B. A. 1963a. Parasitism in *Santalaceae.* — Nature, 197 : 95.

Fineran B. A., 1963b. Parasitism in *Exocarpus bidwillii* Hook. f. — Trans. Roy. Soc. N. Z. (Bot.), 2, 8 : 109—119.

Fineran B. A. 1963c. Studies on the root parasitism of *Exocarpus bidwillii* Hook. f. II. External morphology, distribution and arrangement of haustoria. — Phytomorphology, 13 : 30—41.

Fineran B. A. 1963d. Studies on the root parasitism of *Exocarpus bidwillii* Hook. f. III. Primary structure of the haustorium. — Phytomorphology, 13 : 42—54.

Fineran B. A. 1963e. Studies on the root parasitism of *Exocarpus bidwillii* Hook. f. IV. Structure of the nature haustorium. — Phytomorphology, 13 : 249—267.

Fineran B. A. 1965a. Studies on the root parasitism of *Exocarpus bidwillii* Hook. f. V. Early development of the haustorium. — Phytomorphology, 15 : 10—25.

Fineran B. A. 1965b. Studies on the root parasitism of *Exocarpus bidwillii* Hook. f. VI. Haustorial attachment to non-living objects and the phenomenon of self-parasitism. — Phytomorphology, 15 : 387—399.

Fisher R. A. 1939. Selective forces in wild populations of Paratettix texanus — Ann. Eugenics. J. devoted to the genetic study of human populations, IX, 1—4 : 109—123.

Francini E. 1931. Ricerche embryologiche e cariologiche sul genera *Cypripedium.* Nuovo Giorn. Bot. Ital., 38, 3 : 192—196.

Francke H. L. 1934—1935. Beiträge zur Kenntnis der Myccorrhiza von *Monotropa hypopitys.* — Flora, 129, 1 : 3—50.

Franz V. 1924. Zur Kennreichnung der allgemeinen Entwick lungsrichtungen der Organismenreihe. — Z. induct. Abstammungs- und Vererblungslehre, 36 : 47—94.

Franz V. 1927. Ontogenie und Phylogenie. — In: Abhandlungen zur Theorie de organischen Entwicklung, III. — Berlin : 1—51.

Franz V. 1935. Die biologische Fortschritt. Die Theorie der organismengeschichtlichen vervollkommung. Jena : 1—82.

Fraser L. 1931. An investigation of *Lobelia gibbosa* and *L. dentata.* I. Mycorrhiza, latex system and general biology. — Proc. Linnean Soc., 56 : 497—525.

Fratianne D. G. 1965. The interlationship between the flowering of dogger and the flowering of some long and short day plants. — Amer. J. Bot., 52 : 556—562.

Freisleben R. 1934. Zur Frage der Mykotrophie in der Gattung *Vaccinium.* — Jb. Wiss. Bot., 80 : 421—456.

Freisleben R. 1936. Weitere Untersuchungen über die Mykotrophie der Ericaceen. Jb. wiss. Bot., 82 : 413—459.

Fuchs A., Ziegenspesck H. 1926a. Die Entwicklungsgeschichte der Axen der einheimischen Orchideen und ihre Physiologie und Biologie. I. Teil. *Cypripedium*, *Helleborine*, *Limodorum*, *Cephalanthera.* — Bot. Arch., 14 : 165—260.

F u c h s A., Z i e g e n s p e c k H. 1926b. Die Entwicklungsgeschichte der Axen der einheimischen Orchideen und ihre Physiologie und Biologie. II Teil. *Listera, Neottia, Goodyera.* — Bot. Arch., 16 : 360—413.
F u j i t a T. 1964. Phyllotaxis of *Cuscuta.* Bot. Mag. Tokyo, 77, 909 : 73—76.
F u n k e H. 1939. Beiträge zur Kenntnis von Keimung und Bau der Mistel. — Beih. Bot. Zbl., 59 : 235—274.
F ü r b r i n g e r M. 1870. Die knochen und Muskeln der Extremitäten bei den schlangenahnlichen Sauriern. Leipzig : 1—136.
G a r s t a n g W. 1922. The theory of recapitulation. A critical restatement of the biogenetic law. — J. Linnean Soc. London (Zool.), 35, 232 : 81—103.
G a t e s R. R., L a t t e r L. 1927. Observation on the pollen development of two species of *Lathraea.* — J. Roy. Microscop. Soc., 3 : 209—224.
G i l g E. 1895. *Gentianaceae.* — In: Die natürlichen Pflanzenfamilien, 4, 2 : 50—108.
G l i š i ć L. M. Q. 1929. Ueber die Endosperm- und Haustorien bildung bei *Orobanche hederae* und *Orobanche gracilis.* — Bull. Inst. Bot. Univ. Beograd, 2 : 106—141.
G l i š i ć L. M. 1932. Zur Entwicklungsgeschichte von *Lathraea squamaria* L. — Bull. Inst. Bot. Univ. Beograd, 2 : 20—26.
G l i š i ć L. M. 1936—1937. Ein Versuch der Verwertung der Endospermmerkmale für typologische und phylogenetische Zwecke innerhalb der Scrophulariaceen. — Bull. Inst. Jard. Bot. Univ. Beograd, 4 : 42—73.
G o e b e l K. 1889. Pflanzenbiologische Schilderungen, I. Marburg : 1—239.
G o e b e l K. 1928. Organographie der Pflanzen, III, 1 : 1—642. Jena.
G o e b e l K. 1930. Organographie der Pflanzen, III, 2 : 643—1378. Jena.
G o e b e l K., K. S u e s s e n g u t h. 1924. Beiträge zur Kenntnis der südamerikanischen Burmanniaceen. — Flora, 117 : 55—90.
G o v i e r R. N., H a r p e r J. L. 1965. Hemiparasitic weeds. — In: 7th Brit. Weed Contr. Conf. London : 577—582.
G o v i e r R. N., N e l s o n D. M., P a t e J. S. 1967. Hemiparasitic nutrition in angiosperms. I. The transfer of organic compounds from host to *Odontites verna.* — New Phytologist, 66, 2 : 285—297.
G u i g n a r d L. 1885. Observation sur les Santalacées. — Ann. Sci. nat. bot. et biol. végét., ser. 7, 2 : 181—202.
G u i l f o r d V. B., F i s k E. L. 1952. Megasporogenesis and seed development in *Mimulus tigrinus* and *Torenia fournieri.* — Bull. Torrey Bot. Club., 79, 1 : 6—24.
H a b e r l a n d t G. 1877. Die Schutzeinrichtungen in der Entwickelung der Keimpflanze Eine biologische Studie. Wien : 1—99.
H a c c i u s B., T r o l l W. 1961. Über die sogennanten Wurzelhaare on der Keimpflanzen von *Drosera* und *Cuscuta*-Arten. — Beitr. Biol. Pflanzen, 36, 1 : 139—157.
H ä e c k e l E. 1866. Generelle Morphologie der Organismen. Jena : 1—574.
H a g e r u p O. 1944. On fertilisation polyploidy and haploidy in *Orchis maculatus* L. sensu lato. — Dansk. bot. arkiv, 11, 5 : 1—25.
H a g e r u p O. 1945. Facultative parthenogenesis and haploidy in *Epipactis latifolia.* — Kgl. Danske vid. selsk. biol. medd., 19, 11 : 1—14.
H a g e r u p O. 1947. The spontaneous formation of haploid, polyploid and aneuploid embryos in some orchids. — Kgl. Danske vid. selsk. biol., medd., 28, 1 : 1—22.
H a l d a n e J. B. S. 1933. The part played by recurrent mutation in evolution. — Amer. Naturalist, 67 : 5—19.
H a m b l e r D. 1958. Some taxonomic investigations on the genus *Rhinanthus.* — Watsonia, 4, 3 : 101—116.
H a r d y G. H. 1954. Reduction of the medium field in the wing venation of Diptera. Entomol. morthly magaz., 90, 1076 : 2—3.
H a r l e y J. L. 1950. Recent progress in the study of endotrophic mycorrhiza. — New Phytologist, 49 : 213—247.
H a r l e y J. L. 1959. The Biology of mycorrhiza. London : 1—234.
H a r m s H. 1935. *Hydnoraceae.* — In: E n g l e r A., P r a n t l K. Die naturlichen Pflanzenfamilien, 16b, Leipzig : 285—295.
H a r r i s J. A. 1918. On the osmotic concentration of the tissue fluids of desert loranthaceen. — Bull. Torrey Bot. Club., 17, 2 : 307—315.
H a r r i s J. A. 1924. The tissue fluids of *Cuscuta.* — Bull. Torrey Bot. Club, 51, 4 : 127—131.
H a r t e l O. 1959. Der Erwerb von Wasser und Mineral-stoffen bei Hemiparasiten. — In: Handbuch der Pflanzenphysiologie, II : 33—45.
H a r t l D. 1956. Morphologische Studien am Pistill der Scrophulariaceen. — Oster. bot. Zeit., 103, 2—3 : 185—242.
H e c k a r d L. R. 1962. Root parasitism in *Castilleja.* — Bot. Gaz., 124 : 21—29.
H e i n r i c h e r E. 1893. Biologische studien an der Gattung *Lathraea.* — Ber. deutsch. bot. Ges., 11, 1 : 1—18.
H e i n r i c h e r E. 1894. Die Keimung von *Lathraea.* — Ber. deutsch. bot. Ges. 12, 11 : 117—132.

H e i n r i c h e r E. 1901. Die grünen Halbschmarotzer. III. *Bartschia* und *Tozzia*, Nebst Bemerkungen zur Frage nach der assimilatorischen Leistungstfahigkeit der grünen Halbschmarotzer. — Jahrb. wiss. Bot., **36**, 4 : 665—752.
H e i n r i c h e r E. 1910. Die Aufzucht und Kultur der parasitischen Samenpflazen, 4, Jena : 1—53.
H e i n r i c h e r E. 1915. Die Keimung und Entwicklungsgeschichte der Wacholdermistel, *Arceuthobium oxycedri*, aus grund durchgefuhrter Kulturen geschildert. — Sitzungsb. Kaiserb. Ak. d. Wiss. Wien. Math.-Nat. Kl., Abt., 1., 24., 5 : 319—325.
H e i n r i c h e r E. 1917. Zur Physiologie der schmarotzenden Rhinantheen, besonders der halbparasitischer. — Naturwissenschaften, 5 : 113—119.
H e i n r i c h e r E. 1928. Zur Aufzucht der *Rafflesiaceae Cytinus hypocistus* L. aus Samen. — Ber. deutsch. Bot. Ges., 45 : 644—648.
H e i n r i c h e r E. 1931. Monographie der Gattung *Lathraea*. Jena : 1—52.
H e n d e r s o n M. 1919. A comparative study of the structure and saprophytism of the *Pyrolaceae* and *Monotropaceae* with reference to their derivation from the *Ericaceae*. — Contr. Bot., Lab. Univ. Pennsylvania, 5, 1 : 42—109.
H e r b e r t D. A. 1918—1919. The west australian christmas tree. *Nuytsia floribunda* (the Christmas tree): its structure and parasitism. — J. Roy. Soc. W. Australia, 5 : 72—88.
H i e r o n y m u s G. 1894. *Loranthaceae. Myzodendraceae.* — In: E n g l e r A., Prantl K. Die natürlichen Pflanzenfamilien. 3, 1. Leipzig : 198—202.
H i n t o n H. E. 1953. Some adaptations of insects to environ that are alternately dry and flooded. — Trans. Soc. Brit. Entomol., **11**, 2 : 137—151.
H i n t o n H. E. 1955. On the structure, function and distribution of the prolegs of the *Panorpoidea*, with the criticism of the Berlese-Ymms theory. — Trans. Roy. Entomol. Soc. London, **106**, 13 : 455 —556.
H o f m e i s t e r W. 1849. Die Entstehung des Embryo der Phanerogamen. Leipzig : 1—89.
H o f m e i s t e r W. 1858. Neuere Beobachtungen über Embryobildung der Phanerogamen. — Jahrb. wiss. Bot., 1 : 82—190.
H o f m e i s t e r W. 1859. Neue Beiträge zur Kenntnis der Embryobildung der Phanerogamen. I. Dikotyledonen mit urspunglich einzelligem, nur durch Zellteilung wachsendem Endosperm. — Abh. säcks ges. wiss., 6 : 535—672.
H o l m s t w o r t h B., N u t m a n P. S. 1947. Flowering responses in a strain *Orobanche minor*. — Nature (London), **160**, 4060 : 223.
H o o k e r J. D. 1855. On the structure and affinities of *Balanophoraea*. — Trans. Linnean Soc., XXII : 1—68.
H u t c h i n s o n J. 1959. The families of flowering plants, 1. London : 1—792.
I m m s A. D. 1936. The ancestory of insects. — Trans. Soc. Brit. Entomol., 3 : 1.
J a c o b F. 1908. Die stoffaufnahme phanerogamer Holoparasiten. — Biol. Rund., 5 : 211—223.
J e n n i n g s H. S. 1931. Behaviour of the lower organisms. — New York : 1—366.
J o h a n s e n D. A. 1950. Plant embryology. New York : 1—305.
J o h o w Fr. 1885. Die chlorophyllfreien Humusbewohner West Indiens. — Jahrb. wiss. Bot., 16 : 415—449.
J o h o w Fr. 1889. Die chlorophyllferien Humuspflanzen. — Jahrb. wiss. Bot., 20 : 475—525.
J o h n s o n T. 1888. *Arceuthobium oxycedri*. — Ann. Bot., 2 : 137—160.
J o h r i B. M., A g a r w a l S. 1965. Morphological and embryological studies in the family *Santalaceae*. VIII. *Quinchamalium chilense* Lam. — Phytomorphology, 15, 4 : 630.
J o h n s o n T. 1889. The nursing of the embryo and some other points in *Myzodendron punctulatum* Banks et Sol. — Ann. Bot., 3 : 179—206.
J o h r i B. M., A g r a w a l J. S., G a r g S. 1957. Morphological and embryological studies in the family *Loranthaceae*. I. *Helicanthes elastica* (Dear.) Dans. — Phytomorphology, 7, 3—4 : 336—354.
J o h r i B. M., B a j a j Y. P. S. 1963. In vitro response of the embryo of *Dendrophthoe falcata* (L. f.) Ettings. — In: Plant tissue and organe culture. Symp. Intern. Soc. Plant Morphol. Delhi : 292—301.
J o h r i B. M., B a j a j Y. P. S. 1964. Growth of embryos of *Amyema*, *Amylotheca* and *Scurrula* on synthetic media. — Nature, 204, 4964 : 1220—1221.
J o h r i B. M., B h a t n a g a r S. P. 1960. Embryology and taxonomy of the *Santalales*. — Proc. Nat. Inst. Sci., India, 26 : 199—220.
J o h r i B. M., T i a g i B. 1952. Floral morphology and seed formation in *Cuscuta reflexa* Roxb. — Phytomorphology, 2, 2—3 : 162—180.
J o n k e r F. P. 1938. A monography of the *Burmanniaceae*. Utrecht : 1—279.
J o s h i P. C. 1960. Morphological and embryological studies in the family *Santalaceae*. V. *Osyris wightiana* Wall. — Phytomorphology, **10**, 3 : 239.
J o s h i A. C., V a r g h e s e T. M. 1963. A contribution to the lifehistory of *Anticharis linearis* Hochst. — Proc. Indian Ac. Sci., 57 : 164—177.
J u e l H. O. 1903. Zur Entwicklungsgeschichte des Samens von *Cynomorium*. — Beih. Bot. Centr., 13 : 194—202.

Juliano J. B. 1935. Anatomy and morphology of the Bunga, *Aeginetia indica* L. — Philippine J. Sci, 56 : 405—451.
Jyengar C. V. K. 1937. Development of the embryosac and endosperm haustoria in some members of *Scrophulariaceae*. I. *Sopubia delphinifolia* G. Don. and *Alonsoa* sp. — J. Indian Bot. Soc., 16 : 99—109.
Jyengar C. V. K. 1939. Development of the embryosac and endosperm haustoria in some members of *Scrophulariaceae*. II. *Isoplexis canariensis* Lindl. and *Celsia coromandeliana* Vahl. — J. Indian Bot. Soc., 18 : 13—20.
Jyengar C. V. K. 1940a. Development of the embryosac and endosperm haustoria in some members of *Scrophulariaceae*. V. *Ilysanthes hyssopioides* Benth. and *Bonnaya tenuifolia* Sprengh. — J. Indian Bot. Soc., 19 : 5—17.
Jyengar C. V. K. 1940b. Development of the embryosac and endosperm haustoria in some members of *Scrophulariaceae*. IV. *Vandellia hirsuta* Ham. and *V. scabra* Benth. — J. Indian. Bot. Soc., 18 : 179—189.
Jyengar C. V. K. 1940c. Structure and development of seeds in *Sopubia trifilda* Ham. — J. Indian. Bot. Soc., 19 : 251—261.
Jyengar C. V. K. 1942. Development of seed and its nutritional mechanism in *Scrophulariaceae*. Part 1. *Rhamphicarpa longiflora* Benth., *Centranthera hispida* Br., and *Pedicularis zeylanica* Benth. — Proc. Nat. Inst. Sci., India, 8 : 249—261.
Jyengar C. V. K. 1947. Development of seed and its nutritional mechanism in the *Scrophulariaceae*. — J. Mysore Univ., N. S., 7, 2 : 82—98.
Kadry A. 1955. The development of endosperm and embryo in *Cistanche tinctoria*. — Bot. Notiser, 108, 2 : 231—243.
Kadry A. E. K., Tewfic H. 1956a. A contribution to the morphology and anatomy of seed germination in *Orobanche crenata*. — Bot. Notiser, 109, 4 : 385—399.
Kadry K., Tewfic H. 1956b. Seed germination in *Orobanche crenata* Forsk. — Svensk. Bot. Tidskr., 50, 2 : 270—286.
Kamerling Z. 1914. Ueber die Washsthumsweise und über den Dimorphismus der Blätter, von *Struthanthus floxicaulus*. — Rec. Trav. Bot. Neerl., 11 : 342—352.
Kenneth I. H. 1953. (Ed. Henderson I. T. a. Henderson W. D.) A dictionary of scientific terms. New York : 1—507.
Kern H. 1959. Symbiose und Parasitismus. — In: Encyclopedia of plant physiology, II. Berlin—Göttingen—Heidelberg : 429—479.
Koch L. 1877. Zur Entwicklungsgeschichte der Cuscuteen. — Verh. Nat.-med. ver. Heidelberg, I : 55—57.
Koch L. 1878. Über die Entwicklung des Samens der Orobanchen. — (Pringsheim's) Jahrb. Wiss. Bot., XI : 218—261.
Koch L. 1880a. Die Klee und Flachs-seide. (*Cuscuta epithymum* und *C. epilinum*). Jena : 1—192.
Koch L. 1880b. Ueber die Entwicklung des Samens von *Monotropa Hypopitys* L. — Verh. nat.-med. ver. Heidelberg, II : 53—59.
Koch L. 1882. Die Entwicklung des Samens von *Monotropa Hypopitys*. — Jahrb. wiss. Bot., 13 : 1—52.
Koch L. 1887. Die Entwicklungsgeschichte der Orobanchen mit besonderer Berücksichtigung ihrer Beziehungen zu den Kulturpflanzen. Heidelberg : 1—389.
Koch L. 1891. Zur Entwicklungsgeschichte der Rhinantaceen. II. *Euphrasia officinalis* L. — Jahrb. wiss. Bot., 22 : 1—34.
Kosswig C. 1937. Beitrachtungen und Experimente über die Entstehung von Höhlentiermerkmalen. — Züchter, 9 : 91—101.
Kramer P. Y., Wilbur K. M. 1949. Absorption of radioactive phosphorus by mycorrhizal roots of pine. — Science, 110, 2844 : 8—9.
Krause K. 1930. *Liliaceae*. — In: Engler A., Prantl K. Die natürlichen Pflanzenfamilien, 2, 15a : 34—37.
Krenner I. A. 1958. The natural history of the sunflower broomrape (*Orobanche cumana* Wallr.). — Acta bot. Acad. Sci. Hung., 4 : 1—2.
Kuijt J. 1960. Morphological aspects of parasitism in the dwart mistletoes (*Arceuthobium*). — Univ. Calif. Publ. Bot., 30 : 337—436.
Kuijt J. 1966. Parasitism in *Pholisma* (*Lennoaceae*). I. External morphology of subterranean organs. — Amer. J. Bot., 53 : 82—86.
Kuijt J. 1967. Parasitism in *Pholisma* (*Lennoaceae*). II. Anatomical acpects. — Canad. J. Bot., 45, 7 : 1155—1162.
Kuijt J. 1969. The biology of parasitic flowering plants. Berkeley—Los Angeles : 1—246.
Kumar L. S. S., Solomon S. 1940. The influence of light on the germination of species of *Striga*. — Current Sci, 9 : 541.
Kusano S. 1908. Further studies on *Aeginetia indica*. — Bull. Coll. Agric. Tokyo Imp. Univ., 8 : 59—78.
Kusano S. 1911. Gastrodia elata and its symbiotic association with *Armillaria mellea*. — J. Coll. Agric. Univ. Tokyo, 4, 1 : 1—66.
Kusano S. 1915. Experimental studies on the embryonal development in angiosperm. — J. Coll. Agric. Univ. Tokyo, 6, 1 : 7—120.

Kuwada Y. 1928. An Occurence of restitution-nuclei in the formation of the embryo-sacs in *Balanophora japonica*. — Bot. Mag. Tokyo, 42 : 117—129.
Lameere A. 1900. La raison d'être de métamorphoses chez les insectes. — Ann. Soc. Entomol. Belg., 43 : 1—18.
Lattin G. de 1939. Untersuchungen an Isopodenaugen (Unter besonderer Berucksichtigung der blinden Arten.). — Zool. Jahrb. Anat., 65 : 417—468.
Leavit R. G. 1901. Notes on the embryology of some New Englands orchids. — Rhodora, 3 : 61—63; 202—205.
Leemann A. C. 1933. The anatomical and physiological relation between *Hydnora solmsiana* and its host. — Ann. Bot., 47 : 159—162.
Lecomte M. H. 1896. Sur une nouvelle Balanophorée du Congo Francais. — J. Bot., 10 : 229.
Lenhoff H. M. 1968. Behavior, hormones and hydra. — Science, **161**, 3840 : 434.
Lerner J. M. 1954. Genetic homeostasis. Edinburg : 1—234.
Lihnell D. 1942. Keimungsversuche mit Pyrolasamen. — Symb. Bot. Upsal., VI, 3 : 1—37.
Lorenz K. 1943. Die angeborenen Formen möglicher Erfahrung. — Zool. Tierpsychol., 5 : 235—409.
Lotsy J. P. 1899. *Balanophora globosa* Jungh., eine wenigtens örtlich verwitwete Pflanze. — Ann. Jard. Bot. Buitenzorg, **16**, 2 ser, 1 : 173—186.
Lotsy J. P. 1901. *Rhopalocnemis phalloides* Jungh. a morphological-systematical study. — Ann. Jard. Bot. Buitenzorg, ser. 2, 2 (17) : 73—101.
Lück R. 1940. Zur Biologie der heimischen *Pirola*-Arten. — Schrift. der Physikökonom. Ges., **71**, 2 : 300—334.
Lück R. 1941. Zur keimung der heimischen *Pirola*-Arten. — Flora, 35, 1 : 1—5.
Lundquist G. 1915. Die Embryosackentwicklung von *Pedicularis sceptrum carolinum* L. — Z. wiss. Bot., 7 : 545—559.
Mac Dougal D. T. 1910. Xeno-parasitism: the experimental induction of dependent nutrition. — In: Mac Dougal D. T., Cannon W. A. The conditions of parasitism in plants. Washington : 1—60.
Mac Dougal D. T. 1917. The beginnings and physical basis of parasitism. — The plant World, **20**, 8 : 238—244.
Mac Dougal D. T., Cannon W. A. 1910. The conditions of parasitism in plants. Washington : 1—60.
Mac Dougal D. T., Dufrenoy J. 1944. Mycorrhizal symbiosis in *Aplectrum*, *Corallorhiza* and *Pinus*. — Plant Physiol., 19 : 440—465.
Mac Dougal D. T., Reed H. S. 1944. Growth of *Corallorhiza maculata*. — Science, 100 : 525—526.
Mac Kee H. C. 1952. Root parasites in *Loranthaceae*. — Nature, **170**, 4314 : 40.
Mac Leod D. G. 1961. Some anatomical and physiological obeservations on two species of *Cuscuta*. — Trans. Bot. Soc. Edinburgh, 39 : 302—315.
Mac Lückie J. 1923. Studies in parasitism. A contribution to the physiology of the *Loranthaceae* of New South Wales. — Bot. Gaz., **75**, 4 : 333—369.
Macpherson G. E. 1921. Comparison of development in dodder and morning glory. — Bot. Gaz., 71, 2 : 392—398.
Maheshwari P., Singh B. 1952. Embryology of *Macrosolen cochinchinensis*. — Bot. Gaz., **114**, 1 : 20—32.
Malcolm W. M. 1962. Culture of *Castilleja coccinea*, a root-parasitic flowering plant. Mich. Bot., 1: 77—79.
Malcolm W. M. 1966a. Root parasitism of *Castilleja coccinea*. — Ecology, 47 : 2.
Malcolm W. M. 1966b. Biological interactions. — Bot. Rev., **32**, 3 : 243—255.
Mangenot G. 1947a. Sur l'organisation d'une Balanophoracee: *Thonningia coccinea*. — Comp. rend. Acad. sci. (Paris), 224 : 587—589.
Mangenot G. 1947b. Sur les galles de *Thonningia coccinea*. — Comp. rend. Acad. sci. (Paris), 224 : 665—666.
Mangenot G. 1947c. Recherches sur l'organisation d'une Balanophoracée: *Thonningia coccinea* Vahl. — Rev. gen. bot., 54 : 201—244; 271—294.
Manning A. 1967. An introduction to animal behaviour. London : 1—208.
Mariat F. 1952. Recherches sur la physiologie des embryon *d'Orchidees*. — Rev. gen. bot., 59 : 324—377.
Marloth R. 1913. The Flora of South Africa. I. Capetown : 1—264.
Marloth R. 1932. The Flora of South Africa. III. London : 1—349.
Mayr E. 1958. Behavior and systematics. — In: Behavior and evolution. New York : 241—362.
Mayr E. 1960. The emergence of evolutionary novelties. — In: The evolution of life. Chicago : 349—380.
Mehnert E. 1897. Kainogenesis als Ausdruck differenter phylogenetischer Energien. Berlin : 1—111.
Mehnert E. 1898. Biomechanik, erschlossen aus dem Prinzip der Organogenese. Jena : 1—177.
Melin E. 1925. Untersuchungen über die Bedeutung der Baummykorrhiza. Eine ökologischphysiologische Studie. Jena : 1—152.

Melin E., Nillson N. 1950. Transfer of radioactive phosphorus to pine seedlings by means of mycorrhizal hyphae. — Planta, 3 : 88—92.
Menzies B. P. 1954. Seedling development and haustorial system of *Loranthus micranthus* Hook. f. — Phytomorphology, 4, 3—4 : 397—409.
Martin A. C. 1946. The comparative internal morphology of seeds. — Amer. Midland Naturalist, 36, 3 : 513—660.
Meyer K. 1909. Untersuchungen über *Thismia clandestina*. — Бюлл. МОИП, нов. сер., 23 : 1—18.
Miehe H. 1918. Weitere Untersuchungen über die Bakterien symbiose bei *Ardisia crispa*, II. — Jahrb. Wiss. Bot., 58 : 29.
Miller A. H. 1950. Some ecologic and morphologic considerations in the evolution of higher taxonomic categories. — Ornithol. biol. Wiss., Festschrift zum 60 : 84—88.
Miller H. A., Wetmore R. H. 1945. Studies in the developmental anatomy of *Phlox drummondii* Hook. I. The embryo. — Amer. J. Bot., 32 : 588—599.
Mirande M. 1905. Recherches sur le développement des Cassythacées. — Ann. Sci. nat. Bot. et biol. veget., 9, 2 : 181—287.
Modilewski J. 1928. Die embryologische Entwicklung von *Thesium intermedium* L. — Bull. jard. bot. Kieff, 7—8 : 65—70.
Montfort C. 1940. Beziehungen zwischen morphologischen und physiologischen Reductionserscheeinungen im Bereich der Lichternährung bei saprophytischen Orchideen. — Ber. deutsch. Bot. Ges., 58 : 41—49.
Montfort C., Küster E. 1940. Saprophytismus und Photosynthese. I. Biochemische und physiologische Studien an Humus-Orchideen. — Bot. Archiv, 4 : 571—633.
Morrison T. 1954. Uptake of Phosphorus by Mycorrhizal Plants. — Nature, 4430 : 606—607.
Müller K. 1847. Beiträge zur Entwicklungsgeschichte des Pflanzen Embryo. — Bot. Zeitung, 5 : 42—44; 737—784.
Müller F. 1864. Für Darwin. Leipzig : 1—54.
Musselman L. J., Dickison W. C. 1975. The structure and development of the haustorium in parasitic Scrophulariaceae. — Bot. J. Linnean Soc., 70, 3 : 183—212.
Naef A. 1917. Die individuelle Entwicklung organischer Formen als Urkunde ihrer Stammesgeschichte. Jena : 1—77.
Naef A. 1931. Phylogenie der Tiere, III : 1—200.
Narayana H. S. 1956. Diffuse type of parasitism in *Cuscuta hyalina*. — Sci and Culture, 21 : 447—450.
Narayana R. 1958a. Morphological and embryological studies in the family *Loranthaceae*. II. *Lysiana exocarpi* (Behr.) van Tiegh. — Phytomorphology, 8, 1—2 : 146—164.
Narayana R. 1958b. Morphological and embryological studies in the family *Loranthaceae*. III. *Nuytsia floribunda* (Labill.) R. Br. — Phytomorphology, 8, 3—4 : 306—323.
Netolitzky F. 1926. Anatomie der Angiospermen-Samen. — In: Handbuch der Pflanzenanatomie, 10, Berlin : 1—364.
Oehler E. 1927. Entwicklungsgeschichtlicht-zytologische Untersuchungen an einigen saprophytischen Gentianaceen. — Planta, 3 : 641—733.
Oliver F. W. 1891. On *Sarcodes sanguinea*. — Ann. Bot., 4, 15 : 303—326.
Pace L. 1907. Fertilization in *Cypripedium*. — Bot. Gaz., 44 : 353—374.
Pace L. 1914. Two species of *Gyrostachys*. — Baylor Univ. Bull., 17, 1 : 43—44.
Paliwal R. L. 1953. A new technique for the micro-dissectione of embryo sacs of the *Santalaceae*. — Phytomorphology, 3, 1—2 : 118.
Paliwal R. L. 1956. Morphological and embryological studies in some *Santalaceae*. — J. Agric. Rev., 1, 1 : 193—284.
Palser B. F. 1952. Study of floral morphology in *Ericales*. II. Megasporogenesis and megagametophyte development in the *Andromedeae*. — Bot. Gaz., 114 : 33—52.
Palser B. F. 1961. Some aspects of embryology in the *Ericales*. — Rec. adv. bot., 1 : 685—689.
Pee-Laby M. E. 1904. La Passiflore parasite sur les racines du Fusain. — Rev. gen. bot., 16 : 453—457.
Peltrisot M. 1904. Dévelopment et structure de la graine chez les Ericacées. — J. Bot., Paris, 18 : 1—86.
Penzig O. 1901. Beiträge zur Kenntniss der Gattung *Epirrhizanthes* Bl. — Ann. Jard. Bot. Buitenzorg, 17 : 142—170.
Percy Groom M. A. 1895. On new saprophytic monocotyledon. — Ann. Bot., 9 : 45—58.
Peter K. 1910. Über die Bedeutung embryonaler und rudimentärer Organe. — Arch. Entw.-mech., 30 : 57—93.
Pfeiffer N. E. 1918. The sporangia of *Thismia americana*. — Bot. Gaz., 66 : 354—363.
Pfitzer E. 1889. *Orchidaceae*. — In: Engler A., Prantl K. Die natürlichen Pflanzenfamilien, II, 6 : 52—220.

Philiptschenko I. 1929. Gene und Entwicklung der Ährenform bei Weizen. — Biol. Zentralbl., 49, 1 : 1—16.
Piehl M. A. 1963. Mode of attachment, haustorium structure, and hosts of *Pedicularis canadensis*. — Amer. J. Bot., 50 : 978—985.
Piehl M. A. 1965. The natural history and taxonomy of *Comandra* (*Santalaceae*). — Bull. Torrey Bot. Club., 22 : 1—97.
Pierce G. J. 1905. The dissemination and germination of *Arceuthobium occidentale* Engl. — Ann. Bot., 19 : 99—113.
Pijl L. van. der 1934. Die Mycorrhiza von Burmannia und Epirrizanthes und die Fortpflanzung ihrer Endophyten. — Rec. Trav. bot. neerl., 31 : 761—779.
Pisek A. 1923. Chromosomen verhältnisse, Reduktionsteilung und Revision der Keimentwicklung der Mistel (*Viscum album*). — Jahrb. wiss. Bot., 62 : 1—19.
Pittendrigh C. S. 1958. Adaptation, natural selection, and behavior. — In: Behavior and evolution. New York : 390—416.
Plate L. 1913. Selektionsprinzip und Probleme der Artbildung. — In: Ein Handbuch des Darwinismus. Leipzig—Berlin : 1—650.
Plate L. 1924. Allgemeine Zoologie. Jena, 1 : 1—629; 2 : 1—806.
Poulsen V. A. 1906. *Sciaphila nana*. Bidrag til Stövvejens Udvikling hos Triuridaceerne. — Vid. Medd. nat. Foren Kjobenhavn, 2 : 1—16.
Prakash S. 1960. Morphological and embryological studies in the family *Loranthaceae*. IV. *Peraxilla tetrapetala* (L.) van Tiegh. — Phytomorphology, 10, 3 : 224—234.
Prakash S. 1961. Morphological and embryological studies in the family *Loranthaceae*. VII. *Atkinsonia ligustrina* (Cunningh). F. V. Muell. — Phytomorphology, 11, 4 : 325.
Prat H. 1934. Les mycorrhizes de l'if du Canada. — Nat. Canad, 6 : 37—43.
Prosina M. N. 1930. Ueber die von Cypripedium-Typus abweichende Embryosackentwicklung von *Cypripedium guttatum*. — Planta, 12, 3 : 532—544.
Prout T. 1964. Observations on structural reduction in evolution. — Amer. Naturalist, 98, 901 : 239—250.
Raghavan T. S., Srinivasan V. K. 1941a. Morphological and cytological studies in the *Scrophulariaceae*. III. A contribution to the life-history of *Ilysanthes parviflora* Benth. — Proc. Indian Acad. Sci., 13 : 24—32.
Raghavan T. S., Srinivasan V. K. 1941b. Morphological and cytological studies in the *Scrophulariaceae*. IV. The development of the embryosac and endosperm in *Scoparia dulcis* L. — Proc. Indian. Acad. Sci, 13 : 229—234.
Ram M. 1957. Morphological and embryological studies in the family *Santalaceae*. I. *Comandra umbellata* (L.) Nutt. — Phytomorphology, 7, 1 : 24—35.
Ram M. 1959. Morphological and embryological studies in the family *Santalaceae*. II. *Exocarpus* with a discussion on its systematic position. — Phytomorphology, 9, 1 : 4—19.
Rangan T. S., Rangaswamy N. S. 1968. Morphogenic investigations on parasitic angiosperms. I. *Cistanche tubulosa*. — Canad. J. Bot., 46, 3 : 263—266.
Rangaswamy N. S., Rangan T. S. 1963. In vitro culture of embryos of *Cassytha filiformis* L. — Phytomorphology, 13, 4 : 445—449.
Rauh W. 1937. Die Bildung von Hypokotyl- und Wurzelsprossen und ihre Bedeutung für die Wuchsformen der Pflanzen. — Nova Acta Leopoldina, 4, 24 : 1—553.
Rao L. N. 1942. Parasitism in *Santalaceae*. — Ann. Bot., N. S., 6 : 131—150; 151—175.
Reeve R. M. 1948. Late embryogeny and histogenesis in *Pisum*. — Amer. J. Bot., 35 : 591—602.
Reiche K. 1904. Bau und Leben der chilenischen *Loranthaceae*. *Phrygilanthus aphyllus*. — Flora, 93 : 271—297.
Remane A. 1952. Die grundlage des naturlichen Systems der vergleichenden Anatomie und der Phylogenetik. Leipzig : 1—364.
Rendle A. B. 1930. The Classification of flowering plants. I. Monocotyledons. London : 1—412.
Renner S. 1935. Beitrag zur Kenntniss einiger Wurzelpilze. — Phytopath. Zeitschr., 8 : 457—487.
Renner O. 1938. Über blasse saprophytische *Cephalanthera alba* und *Epipactis latifolia*. — Flora, 32 : 225—236.
Rensch B. 1960. Evolution above the species level. New York : 1—419.
Rizzini C. T. 1952. Pars generalis Prodromi monographiae Loranthacearum Brasiliae terrarumque finitimarum. — Arquivos Jardum bot. Rio Janeiro, 12 : 37—126.
Rogers W. E., Nelson R. R. 1962. Penetration and nutrition of *Striga asiatica*. — Phytopathologia, 52 : 1064—1070.
Romell L. G. 1939. The ecological problem of mycotrophy. — Ecology, 20, 2 : 163—167.
Romer A. S. 1958. Phylogeny and behavior reference to vertebrate evolution. — In: Behavior and evolution. New York : 48—75.
Rutgers F. L. 1923. Embryosac and embryo of *Moringa oleifera*. The female gametophyte of angiosperms. — Ann. Jard. Bot. Buitenzorg, 33 : 6—66.
Salisbury E. J. 1942. The reproductive capacity of plants. London : 1—244.

Samuelsson G. 1913. Studien über die Entwicklungsgeschichte der Blüten einiger Bicornes-Typen. Ein Beitrage zur Kenntnis der systematischen stellung der *Diapensiaceen* und *Empetraceen*. — Svensk. bot. tidskrift. Stockholm, **7**, 2 : 97—188.
Sastri R. L. N. 1962. Studies in *Lauraceae*. III. Embryology of *Cassytha*. — Bot. Gaz., 123 : 197—206.
Saunders A. R. 1939. The neglect of anatomical evidence in the current solutions of problems in systematic botany. — New Phytologist, 38, 3 : 203—209.
Schacht H. 1850. Entwicklungsgeschichte des Pflanzenembryos. Amsterdam : 1—230.
Schaede R. 1948. Die pflanzlichen Symbiosen. Jena : 1—187.
Schaede R. 1962. Die pflanzlichen Symbiosen. Stutgart : 1—238.
Schaeppi H. 1942. Blütenmorphologische und embryologische Untersuchungen an *Loranthoideen*. — Vierteljahrsschrift Naturforsch. Ges., Zürich, 87 : 43—51.
Schaeppi H., Steindl F. 1937. Blütenmorphologische und embryologische Untersuchungen an *Osyris alba* L. — Ber. schweiz. Bot. Ges., 47 : 369—392.
Schellenberg G. 1932. Über Systembildung und über die Reine der *Santalales*. — Ber. Deutsch. Bot. Ges., 50 : 136—145.
Schlechter R. 1927. Das System der Orchidaceen. — Not. Bot. gart. Mus., Berlin—Dahlen, 9, 88 : 563—591.
Schmid E. 1906. Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Scrophulariaceen. — Beih. Bot. Cbl., 20 : 175—299.
Schmid E. 1917. Über die Fortpflanzungsverhältnisse tropischer Parasiten und Saprophyten. — Naturwissenschaften, 5 : 605—610; 634—637.
Schmucker Th. 1959a. Saprophytismus bei Kormophyten. — In: Handbuch der Pflanzenphysiologie, 11 : 386—428.
Schmucker Th. 1959b. Höhere Parasiten. — In: Handbuch der Pflanzenphysiologie, II : 480—517.
Schnarf K. 1927. Embryologie der Angiospermen. Berlin : 1—684.
Schnarf K. 1931. Vergleichende Embryologie der Angiospermen. Berlin : 1—354.
Schulle H. 1933. Zur Entwicklungsgeschichte von *Thesium montanum* Ehrh. — Flora, 127 : 140—184.
Schuster O. 1950. Die klimaparallele Ausbildung der Körperproportionen bei Poikilothermen. — Abh. Senckenberg. Naturforsch. Ges. Abh., 482 : 1—90.
Seeger R. 1910. Versuche über die Assimilation von *Euphrasia* und über die Transpiration der Rhinantheen. — Sitz. ber. K. Akad. Wiss. Wien., Math.-Naturw. Kl., **119**, 1 : 987—1004.
Sewertzov A. N. 1931a. Studien über die Reduktion der Organe der Wirbeltiere. Zool. Jahrb., 53, 4 : 611—700.
Sewertzov A. N. 1931b. Rudimentation und vollstandige Reduktion der Organe der Tiere. — Arch. zool., **16** : 1—87.
Sharp L. W. 1912. The orchid embryisac. — Bot. Gaz., 54 : 372—385.
Shibata K. 1902a. Die Doppelbefruchtung bei *Monotropa uniflora* L. — Flora, 90 : 61—66.
Shibata K. 1902b. Experementelle studien uber die Emtwicklung des Endosperms bei *Monotropa*. — Biol. Centr., **22** : 705—714.
Shushan S. 1959. Development anatomy of an orchid. *Cattleya*×*Trimos*. — In: The orchids. A scientific surwey. New York : 45—72.
Simpson G. G. 1958a. The study of evolution: methods and present status of theory. — In: Behavior and evolution, New York : 7—26.
Simpson G. G. 1958b. Behavior and evolution. — In: Behavior and evolution. New York : 507—536.
Singh B. 1952. A contribution to the floral morphology and embryology of *Dendrophthoe falcata* (L. f.) Ettingsh. — J. Linnean Soc. London (Bot.), 53 : 449—473.
Slijper E. J. 1936. Die Cetaceen. — Capita Zoologica, VII : 1—590.
Smith A. C. 1904. The structure and parasitism of *Aphyllon uniflorum* Grey. — Contr. Bot. Lab. Univ. Pensylvania, **2**, 2 : 111—121.
Smith F. H., Smith E. C. 1942. Floral anatomy of the *Santalaceae* and some related forms. — Oregon State Coll. Monogr. Stub. : 1—93.
Snodgrass R. E. 1944. Insects, theis ways and means of living. — Smithsonian, ser. V : 3—237.
Solms-Laubach H. 1874a. Ueber den Thallus von *Pilostyles Haussknechtii*. — Bot. Zeit., 32 : 49—59; 65—74.
Solms-Laubach H. 1874b. Über den Bau des Samens in den Familien der *Rafflesiaceae* und *Hydnoraceae*. — Bot. Ztg., 32 : 337—342; 353—358; 369—374; 385—389.
Souèges R. 1921. Embryogénie des Scrophulariacées. Développement de l'embryon chez la *Veronica arvensis* L. — C. r. Acad. Sci, **172** : 703—705.
Souèges R. 1935a. La cellule embryonnaire. Paris : 1—72.
Souèges R. 1935b. La segmentation. I. Les fondements. II. Les phénomènes internes. Paris : 1—88.
Souèges R. 1935c. Recherches embryologiques sur les Verbascées. Les types se con daires du développement embryonnaire. — Bull. Soc. bot. France, 82 : 328— 334

Souèges R. 1939. Embryologie des Ericacées. Développement de la *Pyrola rotundifolia* L. — C. r. Acad. Sci, 209, 17 : 635—637.
Sprague E. F. 1962. Parasitism in *Pedicularis*. — Madrono, 16, 6 : 192—200.
Srinivasan A. R. 1946. Morphological and cytological studies in *Scrophulariaceae*. V. *Striga euphrasioides* Benth. — Proc. Indian Acad. Sci, 24 : 21—33.
Srinivasan A. R., Subramanian C. L. 1960. The phanerogamous parasites. New Delhi : 1—96.
Srivastava G. D. 1939. Contribution to the morphology of *Orobanche aegyptiaca*. — Proc. Nat. Acad. Sci. India, 9 : 58—68.
Stahl E. 1900. Der Sinn der Mycorrhizenbildung. — Jahrb. wiss. Bot, 34, 4 : 540—668.
Stalder L., Schütz F. 1957. Untersuchungen über die kausalen Zusammenhänge des Ericawurzelsterbens. — Phytopath. Zeitschrift, 30, 2 : 117—148.
Stebbins G. L. 1967. Adaptive radiation and Trends of evolution in nigher plants. — In: Evolutionary biology. New York, 1 : 101—142.
Steindl F. 1935. Pollen- und Embryosackentwicklung bei *Viscum album* L. und *Viscum articulatum* Burm. — Ber. schweiz bot. Ges., 44 : 343—388.
Steiner H. 1956. Gedanken zur Initialgestaltung der Chordaten. — Rev. Suisse Zool., 63 : 330—341.
Steiner H., Anders G. 1946. Zur Frage der Entstehung von Rudimenten. — Rev. Suisse Zool., 53 : 537.
Strasburger E. 1878. Ueber Befruchtung und Zelltheilung. Jena : 1—108.
Strasburger E. 1880. Zellbildung und Zelltheilung. Jena : 39—43, 101—120.
Strasburger E. 1884. Neue Untersuchungen uber den Befruchtungsvorgang bei den Phanerogamen. Jena : 1—176.
Strasburger E. 1900. Einige Bemerkungen Zur Frage nachder doppelten Befruchtung bei den Angiospermen. — Bot. Zeitung, 19/20, 58 : 1—24.
Sunderland N. 1960. The production of the *Striga* and *Orobanche* germination stimulants by maize roots. I. The number and variety of stimulants. — J. Expertl. Bot., 17, 32 : 236—245.
Swamy B. G. L. 1942. Female gametophyte and embryogeny in *Cymbidium bicolor* Lindl. — Proc. Indian Acad. Sci., 15 : 194—201.
Swamy B. G. L. 1947. On the life history of *Vanilla planifolia*. — Bot. Gaz., 108, 3—4 : 449—456.
Swamy B. G. L. 1948. Embryology of *Epidendrum prisimatocarpum*. — Bull. Torrey Bot. Club, 75 : 245—249.
Swamy B. G. L. 1949. Embryological studies in the *Orchidaceae*. I. Gametophytes. II. Embryogeny. — Amer. Midland Naturalist, 41, 1 : 184—233.
Thoday D. 1956. Modes of union and interaction between parasite and host in the *Loranthaceae*. I. *Viscoideae*. — Proc. Roy. Soc., 145, 58 : 531—548.
Thoday D., Johnson E. 1930. On *Arceuthobium pusillum*. I. The endophytic system. II. Flowers and fruits. — Ann. Bot., 44 : 393—413, 813—823.
Tiagi B. 1950. The embryology of *Cistanche tubulosa* Wight. — Proc. Indian Acad. Sci., Congress, Poona, part III, Abstract : 48—49.
Tiagi B. 1951a. A contribution to the morphology and embryology of *Cuscuta hyalina* Roth. and *C. planiflora* Tenore. — Phytomorphology, 1, 1 : 9—21.
Tiagi B. 1951b. Studies in the family *Orobanchaceae*. III. A contribution to the embryology of *O. cernua* Loeffl. and *O. aegyptiaca* Pers. — Phytomorphology, 1, 3/4 : 158.
Tiagi B. 1952a. Studies in the family *Orobanchaceae*. I. A contribution to the embryology of *Cistanche tubulosa* Weight. — Lloydia, 15, 3 : 129—148.
Tiagi B. 1952b. Studies in the family *Orobanchaceae*. II. A contribution to the embryology of *Aeginetia indica* L. — Bull. Torrey Bot. Club, 79, 1 : 63—78.
Tiagi B. 1956. A contribution to the embryology of *Striga orobanchoides* Benth. and *S. euphrasioides* Benth. — Bull. Torrey Bot. Club, 83, 2—3 : 154—170.
Tiagi B. 1963. Studies in the family *Orobanchaceae* IV. Embryology of *Boschniakia himalaica* Hook, and *B. tuberosa* (Hook.) Jepson., with remarks on the evolution of the family. — Bot. Notiser, 116, 1 : 81—93.
Tiagi B. 1965. Development of the embryo-sac, and embryogeny in *Cuscuta lupuliformis*. — Current Sci, 34, 23 : 671.
Tiagi B., Sankla H. 1963. Studies in the family *Orobanchaceae*. V. A contribution to the embryology of *Orobanche lucorum*. — Bot. Mag. Tokyo, 76 : 81—88.
Tiagi Y. D. 1968. A contribution to the embryology of *Veronica longifolia* L. — Acta Bot. Acad. Sci Hungaricae, 14 : 1—2.
Tieghem van Ph. 1869a. Anatomie des fleurs et du fruit du Qui (*Viscum album*). — Ann. Sci, Nat., 12 : 101—124.
Tieghem van Ph. 1869b. Anatomie de la fleur des Santalacées. — Ann. Sci. Nat., 12 : 340—346.
Tieghem van P. 1896. Sur l'organisation florale des Balanophoracées et sur la place de cette famille dans la sous'classe des dicotyledones inovulées on Loranthinees. — Bull. Soc. Bot. France, 3 sér., 43 : 295—310.
Tinbergen N. 1951. The study of instinct. Oxford : 1—402.

Treub M. 1879. Notes sur l'embryogénie de quelques Orchidees. — Verhandel. Konink. Akad. Wetensch., Amsterdam, 19 : 1—50.
Treub M. 1881. Observation sur les Loranthaceés. I et II. *Loranthus sphaerocarpus* Bl. — Ann. Jard. Bot. Buitenzorg, 2 : 54—73.
Treub M. 1883a. Observations sur les Loranthacees. III. *Viscum articulatum* Burm. — Ann. Jard. Bot. Buitenzorg, 3 : 1—12.
Treub M. 1883b. Notes sur l'embryon, le sac embryonnaire et l'ovule. 3. *Gonyanthes candida*, *Burmannia javanica*. 4. L'action des tubes polliniques sur le développement des ovules chez les Orchidées. — Ann. Jard. Bot. Buitenzorg, 3 : 120—127.
Treub M. 1883c. Observations sur les Loranthacées. IV. *Loranthus pentandrus* L. — Ann. Jard. Bot. Buitenzorg, 3 : 184—190.
Treub M. 1898. L'orange femelle et l'apogamie du *Balanophora elongata* Bl. — Ann. Jard. Bot. Buitenzorg, 15 : 1—39.
Troll W. 1939. Die morphologische Nature der Karpelle. — Chronica Bot., 5, 1 : 38—41.
Tronchet J. 1956a. Rapport entre la croissance des plantules de *Cuscuta* et la hanteur de leur zone d'élongation au-dessus du substrat. — Ann. Sci. Univ. Besançon, 2, sér bot., 8 : 31—41.
Tronchet J. 1956b. Courbes de croissance et de necrose des plantules de *Cuscuta* dans le cas de croissance «forcée». — Ann. Sci. Univ. Besançon, 2, sér. bot., 8 : 43—50.
Tronchet J. 1956c. Courbes de croissance et de necrose des plantules de *Cuscuta gronovii* dans le cas de croissance «inhibee». — Ann. Sci. Univ. Besançon, 2, ser. bot., 8 : 51—62.
Tronchet J. 1957. Mise en evidence de l'hydrotropisme des plantules de *Cuscuta gronovii*. — Comp. rend. Acad. sci (Paris), 245 : 979—981.
Tschermak-Woess E. 1967. Der eigenartige verlauf der I. Meiotischen prophase von Rhinanthus die Reisen chromosomen und das besondere Verhalten der Kurzen Chromosomen in Mitose, Meiose und hochendopolyploiden Kerner. — Caryologia, 20, 2 : 135—206.
Tubeuf C. V. 1923. Monographie der Mistel. Munchen—Berlin : 1—832.
Ule E. 1915. Ueber brasilianische Rafflesiaceen. — Ber. Deutsch. Bot. Ges., 33: 468—478.
Vallance K. B. 1952. The Germination of the seeds of *Rhinanthus Crista-galli*. — Ann. Bot., N. S., 16 : 409—420.
Vandel A. 1938. Contribution à la génétique des Isopodes du genre *Trichoniscus*. I. Les mutations alba et pallida de *Trichoniscus* (*Spiloniscus*) Elisabethae Herold et l'origine des formes cavernicoles. — Bull. biol., France et Belgique, 82, 2 : 39—54.
Van Valen L. 1960. Non adaptive aspects of evolution. — Amer. Naturalist, 94 : 305—308.
Varghese T. M. 1963. Studies in the family *Scrophulariaceae*. I. A contribution to the embryology of *Veronica agrestis* L. — Proc. Indian Acad. Sci., 58 : 6.
Veillet-Bartoszewska M. 1958. Ericacées. Développement de l'embryon chez le *Vaccinium myrtillus* L. — C. r. Acad. sci., 246, 5 : 824—826.
Veillet-Bartoszewska M. 1959. Ericacées. Développement de l'embryon chez le *Gaultheria shallon* Pursh. — C. r. Acad. sci., 248, 5 : 720—722.
Veillet-Bartoszewska M. 1960a. Embryogénie des Ericacées. Développement de l'embryon chez l'*Erica Tetralix* L. — C. r. Acad. sci., 250, 9 : 1712—1714.
Veillet-Bartoszewska M. 1960b. Ericacées. Développement de l'embryon chez le *Ledum palustre* L. — C. r. Acad. sci., 251, 5 : 777—779.
Velenovsky J. 1892. Über die Biologie und Morphologie der Gattung *Monesis*. — Rozpravy Trida, 11, Cislo, 39 : 147—159.
Velenovsky J. 1905. Ueber die keimpflanzen der Pirolaceen. — Bull. Internat. Acad. Sci. Boheme, 7 : 17—21.
Velenovsky J. 1907. Vergleichende Morphologie der Pflanzen. Praga, 2 : 279—731.
Vermeulen P. 1947. Studies on Dactylorchids. Jena : 1—180.
Verplanck W. S. 1957. A glossary of some terms used in the objective science of behavior. — Psychol. rev., 64, 6, pt 2 : 1—42.
Veyret Y. 1958. Embryogénie des Orchidacées. Développement de l'embryon chez l'*Angraecum distichum* Lindl. — Bull. Soc. bot. France, 105, 5 : 6227—6230.
Veyret Y. 1965. Embryogénie comparée et blastogénie chez les *Orchidaceae—Monandrae*. — Paris : 1—106.
Wardlaw C. W. 1955. Embryogenesis in plants. London—New York—Wiley : 1—381.
Watanabe K. 1933. Biologie von *Mitrastemon yamamotoi* Makino (*Rafflesiaceae*). I. Frücht und Samen. — Bot. Mag. Tokyo, 47 : 798—805.
Watanabe K. 1934. Geschlechtliche Fortpflanzung von *Mitrastemon yamamotoi*. — Proc. Imp. Acad. Tokyo, 10 : 421—423.
Watanabe K. 1935. Biology von *Mitrastemon yamamotoi* Makino (*Rafflesiaceae*). II. Vegetative Fortpflanzung. — Bot. Mag. Tokyo, 48 : 467—477.

Weddell H. 1858—1861. Mémoire sur le *Cynomorium coccineum*, Parasite de l'ordre des Balanophorées. — Arch. Museum d'histoire naturelle, 10 : 298—308.
Weismann A. 1887. Über den Rückschritt in der Natur. — Ber. Nat. Ges., Freiburg, 2 : 1—30.
Wilson L. L. W. 1904. Observations on *Conopholis americana*. — Cont. Bot. Lab. Univ. Pennsylvania, 2 : 3—19.
Wirth R., Withner C. L. 1959. Embriology *Orchidaceae*. — In: The Orchids. A Scientific survey. New York : 155—188.
Wirz F. 1910. Beiträge zur Entwicklungsgeschichte von *Sciaphila* sp. und von *Epirrhizanthes elongata* Bl. — Flora, 101 : 395—446.
Worsdell W. C. 1895. On the comparative anatomy of certain species of the genus *Christisonia*. — Ann. Bot., 9 : 103—136.
Worsdell W. C. 1895—1897. On the development of the ovule of *Christisonia*, a genus of the *Orobanchaceae*. — J. Linnean Soc. London (Bot.), 31 : 576—584.
Yeo P. F. 1961. Germination, seedlings and the formation of haustoria in *Euphrasia*. — Watsonia, 5: 11—22.
York H. H. 1913. The origin and development of the embryosac and embryo of *Dendrophthora opuntioides* and *D. gracile*. — Bot. Gaz., 56 : 89—111; 200—216.
Zaborski M. 1929. Sur l'autoparasitisme foliaire chez *Viscum cruciatum* Sieb. — Bull. Soc. Sci. Nat. Marroc, 9 : 95—98.
Zweifel R. 1939. Cytologisch-embryologische Untersuchungen an *Balanophora abbreviata* Blume und *B. indica* Wall. — Viert. Nat. Ges., 84 : 245—306.

Оглавление

Эдуард Семенович Терёхин

ПАРАЗИТНЫЕ ЦВЕТКОВЫЕ РАСТЕНИЯ

ЭВОЛЮЦИЯ ОНТОГЕНЕЗА И ОБРАЗ ЖИЗНИ

Утверждено к печати
Ученым советом Ботанического института
АН СССР

Редактор издательства *Л. А. Шавров*
Художник *Я. В. Таубвурцель*
Технический редактор *Р. А. Кондратьева*
Корректоры *Е. А. Гинстлинг* и *Г. А. Мошкина*

Сдано в набор 24/IX 1976 г. Подписано к печати 16/II 1977 г. Формат $70 \times 108^1/_{16}$. Бумага № 2. Печ. л. $13^3/_4 + 3$ вкл. ($^3/_8$ печ. л.)=19.72 усл. печ. л. Уч.-изд. л. 21.45. Изд. № 6315. Тип. зак. № 1555. М-25798. Тираж 3000. *Цена 2 р. 40 к.*

Ленинградское отделение издательства «Наука»
199164, Ленинград, В-164, Менделеевская линия, д. 1

1-я тип. издательства «Наука»
199034, Ленинград, В-34, 9 линия, д. 12

ИСПРАВЛЕНИЯ

Страница	*Строка*	*Напечатано*	*Должно быть*
12	27 снизу	в табл. 1	в схеме 1
16	Табл. 1, 1-я графа слева, 16 сверху	*Pyrolaceae*	*Pyrolaceae**
»	Табл. 1, 1-я графа слева, 23 сверху	*Orobanchaceae** . . . 11	*Orobanchaceae** . . . 13
»	Табл. 1, 1-я графа слева, 5 снизу	*Burmanniales*	*Burmanniaceae**
34	Табл. 2, 1-я графа слева, 7 сверху	*Lathaea*	*Lathraea*
64	3 снизу	Koch, 1877b	Koch, 1878
73	Подпись к рис. 13, *Г*	*Hyobanche*	*Orobanche*
133	Подпись к рис. 37	*rubiflorus*	*tubiflorus*
161	12 снизу	*macrorihizon*	*macrorhizon*

А. С. Терёхин